ÜBER DEN EINFLUSS ALLSEITIGER RADIALER WACHSTUMSHEMMUNG AUF DIE INNERE DIFFERENZIERUNG DES PFLANZENSTENGELS.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

VEREINIGTEN FRIEDRICHS-UNIVERSITÄT

HALLE-WITTENBERG

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

VORGELEGT VON

WILHELM GRABERT

AUS **NIEDERSCHÖNEWEIDE** BEI BERLIN.

HALLE A. S.
BUCHDRUCKEREI OTTO LÜTZENKIRCHEN
1914.

Referent: Prof. Dr. **G. Karsten.**

Tag der mündlichen Prüfung: 4. Mai 1914.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544302_0295

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 7

B. Untersuchungen 9

I. Methodischer Teil 9

a. Material 9

b. Methode 10

c. Physiologie. 11

II. Morphologische Versuche 13

III. Anatomische Untersuchungen 19

1. Cucurbita pepo 19

2. Cucumis sativus 28

3. Bryonia alba 28

4. Vitis vinifera 33

5. Humulus lupulus 34

6. Physalis Alkekengi 36

7. Cannabis sativa 37

8. Helianthus annuus und Helianthus tuberosus 42

9. Solanum dulcamara 48

10. Datura Stramonium 48

IV. Übersicht über die Ergebnisse nach Gewebesystemen . 50

C. Schluss. Zusammenfassung 52

Teil A.

Einleitung.

In der Einleitung zu seiner experimentellen Anatomie und Pathologie sagt Vöchting:[1]) „Wer aufmerksamen Blicks der Entwicklung unserer Wissenschaft gefolgt ist, wird längst zu der Vorstellung gelangt sein, dass die experimentelle Morphologie durch eine experimentelle Anatomie und Histologie ergänzt werden solle". In der Arbeit versucht er dann auf operativem Wege anatomische Veränderungen der Pflanze im Bau zu erzielen. Durch verschiedene neuere Arbeiten, besonders durch die von Vöchting und Goebel[2 u 3]) hat sich in kurzer Zeit eine Menge Material angesammelt, das unsere Kenntnisse über die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Organe einer Pflanze, der correlativen Abhängigkeit in ihrer Ausbildung, ihrer Regenerationsfähigkeit, über die inneren und äusseren Folgen der Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit u. a. wesentlich vermehrt hat. Es liegt nun nahe zu untersuchen, ob nicht anatomische Strukturen auch durch mechanische Hemmung ohne operative Eingriffe sich verändern lassen. Bisher ist darüber wenig Material vorhanden, und vor allem sind nur Keimpflanzen untersucht. Mehr als Nebenergebnis fand Pfeffer[4]) in seiner Arbeit über „Druck- und Arbeitsleistung" Veränderungen im Stengel bei mechanischer Hemmung des Wachstums. Auf seine Anregung hat

---

[1]) Vöchting: Experimentelle Anatomie und Pathologie. Tübingen 1908.

[2]) K. Goebel: Einleitung in die exp. Morphologie der Pflanzen 1908. (Berlin u. Leipzig).

[3]) K. Goebel: Organographie I, 2. Aufl. 1913. Jena.

[4]) Pfeffer: Über Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. K. Sächs. Gesellschaft der Wiss. 1893. Bd. XX. Abschn. IX, S. 382 ff.

sich dann später Hallbauer[1]) eigens dieser Frage gewidmet, auch er beschränkt sich dabei auf Keimpflanzen und stellt Versuche an den Wurzeln, Hypokotylen, Epikotylen und Blattstielen an. Bei Hallbauers Versuchen ist der Vegetationspunkt der Wurzeln vollkommen gehemmt, an den Hypo- und Epikotylen ist er eben gerade noch freigelassen. In gewisser Hinsicht günstigere Resultate kann man von kräftig wachsenden älteren Pflanzen erwarten. Zur Ausführung der Hemmung sind Stellen zu wählen, die möglichst nahe dem Vegetationspunkt liegen, weil dort das Gewebe noch nicht anatomisch fertiggestellt ist und somit gegenüber dem normalen älteren Stengel grosse Unterschiede aufweist. Diesen Pflanzen steht viel mehr Baumaterial zur Verfügung, und an den oberhalb und unterhalb der Versuchsstelle liegenden Stengelteilen hat man Vergleichsobjekte, kann auch feststellen, ob der Versuch etwa weitere Teile, die ihm nicht direkt unterworfen sind, beeinflusst. Ein bequemes Mittel, mechanische Wachstumshemmung zu erzielen bot sich in der Methode des Eingipsens.

In der vorliegenden Arbeit werden wir versuchen müssen, folgende Hauptfragen zu beantworten:

1. Welche äusseren Erscheinungen zeigt der Stengel bei der Hemmung durch den Gipsverband?
2. Inwieweit erfolgt unter dem Gipsverbande eine weitere innere Differenzierung und Ausgestaltung der Stengelgewebe?

Vorauszusetzen ist, dass sich der Stengel vor Anlegung des Verbandes an der betreffenden Stelle, wenige Centimeter unterhalb des Vegetationspunktes, auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium befindet. In ihm ist noch keinerlei Dauergewebe ausgebildet, wenn wir von den primären Gefässen absehen. Wird nun der Stengel in die Dicke und Länge weiterwachsen trotz des Verbandes und in welcher Weise? Welchen Einfluss übt der Verband auf das Wachstum der übrigen Stengelteile aus? Wie wird sich der Stengel, der sich zur Zeit des Eingipsens im Verband am Ende der ersten Wachstumsphase befindet, zu den beiden anderen Phasen verhalten, wird er in die Phase der Streckung eintreten können oder sofort ohne Zellstreckung in die der inneren Ausbildung übergehen?

---

[1]) Hallbauer: Über den Einfluss allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen. Diss. Leipzig 1909.

Teil B.

Untersuchungen.

I. Methodischer Teil.

a. Material.

Zu den vorliegenden Untersuchungen stellte ich Versuche an bei folgenden Pflanzen: Cucurbita pepo, Cucumis sativus, Bryonia alba, Vitis vinifera, Humulus lupulus, Cannabis sativa, Helianthus annuus, Helianthus tuberosus, Physalis Alkekengi, Solanum dulcamara und Datura Stramonium.

Als geeignete Objekte mussten mir besonders diejenigen erscheinen, die sehr schnell und kräftig in die Dicke wachsen. Dann kam es mir auch darauf an, Pflanzen zu verwenden, die im anatomischen Bau des fertigen normalen Stengels von einander abweichen. Deswegen zog ich zu den Versuchen krautige und holzbildende Gewächse heran und dazwischen solche, die Übergänge von einem zum andern Typus zeigen. Die Reihenfolge habe ich danach so gewählt, dass der Typus bei den einzelnen Pflanzen vom krautigen zum verholzenden fortschreitet. Cucurbita besitzt kein Holzparenchym. Als Festigungsgewebe dienen hier nur in der Rinde Kollenchym und weiter etwas nach innen ein Sklerenchymring, der sich aus in der Richtung der Achse langgestreckten prosenchymatischen Zellen zusammensetzt. Denselben Bau zeigen Cucumis und Bryonia. Bei Vitis, Humulus und Cannabis finden wir einen geschlossenen, mehr oder weniger starken Holzring vor. Bei Vitis und Humulus tritt der Bastteil[1]) in dem Stadium, das wir der Betrachtung als normal zu Grunde legen werden, noch wenig entwickelt auf, mehr schon bei Cannabis. Allgemein ist bei den bisher genannten Pflanzen das mechanische Gewebe auf Biegungsfestigkeit eingerichtet. Helianthus hat in jungen Stengeln getrennte Gefässbündel, an welche sich eng das Festigungsgewebe anschliesst, dieses besteht aus dem Holzparenchym, das sich später zu einem geschlossenen, kräftigen Holzring vereinigt, und den Bastbündeln. Wir sehen bei Helianthus sich aus einem biegungsfesten einen säulenfesten Stengel entwickeln. Bei den Solanaceen liegen die Dinge anders, bei Physalis müssen

[1]) Bast wird im Folgenden als Oberbegriff für Bastteil (auch Bastbündel) und Siebteil (Phloem) gebraucht werden.

wir wohl von nur biegungsfestem Gewebe reden, aber bei Solanum und Datura, holzigen Gewächsen, liegt säulenfestes, mechanisches Gewebe vor. Das Kollenchym tritt in der Reihe mehr und mehr zurück in seiner Aufgabe, dem Stengel zur Festigung zu dienen, es schützt nur die Randpartien desselben. Die Objekte verhalten sich auch verschieden in der Ausbildung eines Hohlraums. Bei Cucurbita, Humulus und Cannabis ist er kräftig, bei Solanum wenig und bei den übrigen Objekten garnicht entwickelt.

b. Methode.

Zur Untersuchung der vorliegenden Frage nach dem Einfluss allseitigen radialen Drucks auf das Wachstum der Stengelgewebe, bediente ich mich verschiedener Versuchsanordnungen. Am sichersten und bequemsten wurde allseitiger Druck durch einen Gipsverband geschaffen. Ich musste darauf bedacht sein, diesen nach beendeter Versuchsdauer leicht wieder lösen zu können, ohne dabei den Stengel zu beschädigen. Dazu stellte ich mir eine Gipsform mit einer Rinne her, die wenig dicker war als der Stengel. Die Innenfläche wurde mit einer dünnen Lösung von Paraffin in Xylol bestrichen, um sie wasserdicht zu machen. So vorbereitete Formen wurden mit dünnflüssigem Gipsbrei ausgefüllt und von beiden Seiten an den Stengel gelegt, der jetzt allseitig von Gips umgeben war. Um den Verband haltbar zu machen, d. h. widerstandsfähig gegen den vom Stengel beim Wachstum ausgeübten Druck, wurde der Gipsblock mit Bindfaden umwickelt und mit einer weiteren Gipshülle versehen. Ein solcher Verband reichte auch für die stärksten Stengel aus und bewährte sich auch besonders bei zarten Pflanzenstengeln wie bei Cucurbita, Cucumis und Bryonia, weil er sich leicht lösen liess. Grössere Objekte mit besonders starkem Wachstumsdruck wurden mit einem dünnen Gipsmantel versehen und mit Bast umbunden, von Zeit zu Zeit wurde der Verband verstärkt und so allmählich die notwendige Festigkeit erreicht, die bei den Formen sofort vorhanden war. Auf diese Weise wurde der Stengel auf eine Strecke von 2—3.5 cm am Dickenwachstum verhindert. Es ist selbstverständlich, dass der Verband möglichst an den jüngsten Stengelteilen angebracht wurde, um die Hemmung des Dickenwachstums so gross als möglich zu gestalten. Wird der Verband im Regen nass, so wird er weich und weniger widerstandsfähig; es war daher angebracht, ihn nochmals mit der erwähnten Lösung von Paraffin in Xylol zu überstreichen. Neben dem Gipsverband, der an einigen

Objekten, besonders an Helianthus, schwer in hinreichender Stärke zu erhalten war, benutzte ich Bindfadenverschnürungen; ich legte um den Stengel Stanniol und umwand ihn dann mit dünnem Bindfaden. Auf diese Weise konnte ich die Hemmung auf wenige Millimeter einschränken (Versuche bei Cucurbita).

Da die Versuche alle im Freien angestellt wurden, und das Wachstum der Pflanzen daher von den Witterungsverhältnissen beeinflusst war, fiel die Versuchsdauer verschieden aus. Als beendet wurde ein Versuch angesehen, wenn sich eine kurze Strecke oberhalb des Verbandes am Stengel kein Dicken- und Längenwachstum mehr zeigte. Der Stengel wurde dann vom Verband befreit und in Alkohol konserviert, das Material schrumpfte darin sehr stark. Da es sich auch nur schlecht mit dem Mikrotom in Paraffin schneiden liess, weil im Stengel Gewebe von sehr ungleicher Härte miteinander abwechseln, so war ich genötigt, in der Hauptsache Handschnitte anzufertigen. Diese wurden zum Teil mit Haematoxylin und Saffranin, zum Teil mit Pikrin-Anilinblau gefärbt und über Nelkenöl in Kanadabalsam überführt.

Im Folgenden werde ich am Stengel vielfach Entfernungen oberhalb und unterhalb des Verbandes anzugeben haben. Um eine gleichmässige Bezeichnung zu erzielen, nannte ich das eingegipste Internodium Jo und davon ausgehend nach der Spitze zu die Internodien: J_{+I}, J_{+II}, J_{+III}, ----- J+n, entsprechend nach der Basis zu J_{-I}, J_{-II} ---- J−n. Jo ist weiter geteilt in Jo_1, Jo_2 und Jo_3, in die Strecke unterhalb des Verbandes, in ihm und oberhalb. Bei Cannabis und Helianthus lässt sich diese Bezeichnung nicht gut durchführen, weil die Internodien unregelmässig ausgebildet sind. Hier gab ich die Entfernung der betreffenden Stelle vom Verband in Centimetern an wie folgt:

Basis —.— 20 cm, — 10 cm, — 5 cm, 0, +5 cm, + 10 cm — — Spitze.

Die Masse zählen vom Ende des Verbandes aus.

c. Physiologische Betrachtungen.

Bei der Versuchsanordnung könnte mir eingeworfen werden, dass der Stengel an der eingegipsten Stelle durch den Verband vollkommen vom Licht abgeschnitten würde, und dass vielleicht eintretende anatomische Veränderungen auf Etiolement zurückzuführen wären oder jedenfalls vom Fehlen des Lichts mitbedingt sein müssten. Demgegenüber habe ich zu bemerken, dass der Stengel unter dem Verbande nach dessen Ablösung durchaus nicht

etioliert schien. Der Verband ist wahrscheinlich trotz seiner Stärke, wenn auch wenig, für Licht durchlässig. Der Stengel besass an der betreffenden Stelle dunkelgrüne Färbung. Nur bei den ersten Versuchen an Aristolochia sipho konnte Etiolement festgestellt werden. Hier war unmittelbar um den Stengel Guttaperchapapier[1]) gewickelt, das kein Licht zum Stengel treten liess. Auch die Atmung ist vielleicht durch den Verband gehemmt aber nicht ganz eingeschränkt. Der Stengel ist ausserdem nur auf 2—3.5 cm eingegipst; die Oberfläche, die dabei betroffen wird, ist zu gering, um tiefgreifende Veränderungen durch Licht- und Luftmangel hervorzurufen, besonders wo die Stengelgewebe unter dem Verbande nicht unter Nahrungsmangel zu leiden haben, wie die Ergebnisse der Versuche zeigen werden. Bemerkenswert in dieser Hinsicht sind die Versuche an Stengeln mit einzelnen Bindfadenschlingen, die das Licht und die Atmung nur an einer ganz kurzen Strecke ausschalten und doch, wie wir vorwegnehmend erwähnen wollen, keine Abweichungen gegenüber den gewöhnlichen Gipsverbänden zeigen.

Wir bezwecken mit dem Verband eine Hemmung des Dickenwachstums, dieser wird also dem wachsenden Stengel notwendig einen radialen Druck entgegensetzen und dabei die im Stengel vorhandenen Gewebespannungen verändern. Die Längsspannungen können wir dabei ganz unberücksichtigt lassen und brauchen nur die Querspannungen zu betrachten. Im jungen Markgewebe haben wir einen gewissen Turgordruck, der um so mehr abnimmt, als die Zellen weniger lebenskräftig werden, schliesslich hört das Wachstum der Markzellen auf, sie sterben meistens ab; das äussere Gewebe wächst aber weiter und übt radialen und tangentialen Zug aus, es dehnt dabei die Markgewebe. Zu diesem im Stengel vorhandenen Zug ist in der älteren Pflanze ein Gegengewicht im mechanischen Gewebe ausgebildet, innerhalb dessen er unwirksam wird. Als Nebenfunktion (vergl. p. 9.) übernehmen es der Sklerenchymring und der Holzkörper, den Pflanzenstengel vor dem Auseinandergesprengtwerden zu schützen. — Im Kollenchym haben wir wachstumsfähiges Festigungsgewebe vor uns.

Wichtig ist die Frage, ob es der Pflanze möglich ist, durch die am Dickenwachstum verhinderte Stelle Stoffe für den Aufbau weiterer Organe zu leiten, und ob diese Zufuhr ausreichend ist.

---

[1]) Es handelt sich um die ersten tastenden Versuche nach einer guten Methode, den Gipsverband leicht vom Stengel lösen zu können.

Auf diese Gesichtspunkte werden wir bei der Beurteilung unserer anatomischen Resultate zurückgreifen müssen.

Teil II.

Morphologische Versuche.

Die Folge der Einschränkung des Dickenwachstums war, dass gleichzeitig das Längenwachstum des Stengels gehemmt war. Der Stengel wuchs langsam wie im normalen Zustande bis zur eingegipsten Stelle heran. Nach einem gewissen Zeitraum, (der natürlich für jede Pflanze verschieden war), indem sich besonders oberhalb des Verbandes am Stengel kein oder nur ganz geringes Wachstum bemerkbar machte, setzte wieder ein kräftigeres Wachstum oberhalb des Verbandes ein. Während dieser Stockung wurden wahrscheinlich die inneren Verhältnisse dem Weiterwachsen angepasst. Das Längenwachstum sank auf ein Minimum wenn nicht sogar auf Null in der eingegipsten Stelle herab. Junge Internodien von Cucurbita konnten ihrer ganzen Länge nach eingegipst werden. Es zeigte sich dann, dass das betreffende Internodium im Längenwachstum fast vollständig gehemmt war, dass aber das folgende Internodium anscheinend normal entwickelt wurde. Genaue Messungen liessen sich nicht anstellen, da die Stengelknoten nicht mit in den Gipsblock eingeschlossen wurden. Hemmte der Gipsverband das Internodium nur zu einem Bruchteil seiner ganzen Länge, so war entsprechend seine endgültige Länge nicht in dem Masse beeinflusst wie bei vollständig eingegipsten Internodien. Wir dürfen nicht annehmen, dass die Hemmung des Längenwachstums nur wegen der unmittelbar wirkenden Reibung erfolgt. Ich habe Versuche ausgeführt, bei denen diese auf ein Minimum herabgesetzt ist. Die Hemmung wird durch einen dünnen Bindfaden erzielt. Es zeigt sich dabei, dass diese schon auf eine nur kurze Strecke beschränkte Verhinderung des Dickenwachstums einen correlativen Einfluss auf das Längenwachstum ausübt. Exakte zahlenmässige Resultate lassen sich dafür nicht beibringen. Es ist nicht gleich, ob das Internodium Jo am Anfang oder Ende eingeschnürt wird. Im ersten Fall ist Jo fast ganz am Längenwachstum verhindert, im zweiten wächst es normal aus, dafür wird aber das folgende Internodium J_{+1} so beeinflusst wie im ersten Fall Jo.

Die Versuchsobjekte wurden zur Zeit des Eingipsens und dann in Zwischenräumen von 1—2 Tagen gemessen, sodass sich die im Anfang erwähnte Stockung zahlenmässig angeben lässt. Die

folgenden Tabellen 1—6 zeigen für die einzelnen Tage der Versuchsdauer die jeweilige Länge der Internodien. In allen Fällen sehen wir die Internodien —I normal heranwachsen, im Internodium 0 erfährt der Stengel nur einen ganz geringen Zuwachs, während oberhalb des Verbandes kräftiges Wachstum zu verzeichnen ist. Wie stark hemmend der Gipsverband auf das Längenwachstum überhaupt wirkt, lässt sich aus der Tabelle 3, Versuch 73, ersehen. Dieser Spross hat frei wachsen können, er ist zur selben Zeit gemessen wie Versuch 66.

Tabelle 1. Cucurbita pepo. Versuch 83.

	J-IV	—III	—II	—I	Jo	+I	+II	+III	+IV
10. 8. 1912			24	11.5	4	2	1.2		cm
12. „ „			24	16.5	5	3	1.5		
13. „ „			24	17	6	3 2	2	1	
14. „ „			24.5	17.5	6	4	2	1	
15. „ „	21	18	24.5	17 5	6.2	5	2	1	
16. „ „	„	„	„	„	6.5	5 8	2.5	1	
17. „ „	„	„	„	„	„	6 5	3	1 5	1
18. „ „	„	„	„	„	„	6.5	3.5	1.5	1
19. „ „	„	„	„	„	„	7	3.7	1 6	1
21. „ „	21	18	24.5	17.5	6.5	7	4.5	1.6	1

Tabelle 2. Cucurbita. Versuch 66.

	—IV	—III	—II	—I	0	+I	+II	+III	+IV	+V
2.8.1912			17.5	14	4.7	2.5	1			cm
3. „ „			18	16	5.5	3	1.8	1		
5. „ „			„	16	6.5	5.5	3	1.5		
6. „ „			„	16	6.5	7.2	3.5	2	1	
8. „ „			„	16.5	7	9.5	5.7	2	1	
9. „ „			18	16.5	7	10	6.5	2.5	1.2	1

Tabelle 3. Cucurbita pepo (normal). Vergleichspflanze zu 66.

		—III	—II	—I	0	+I	+II	+III	+IV
2. 8. 1912		19	22.5	9	4	2	1		cm
3. „ „		„	23.5	16	6.5	3	1.5		
5. „ „		„	25	20	14.5	7.5	3.5	2	1
6. „ „		„	„	20.5	17	9.5	4	2.2	1
8. „ „		„	„	20.5	19.5	17.5	7.5	3.5	2
9. „ „		19	25	25	19.5	19	10	4	2

In den folgenden Tabellen 4—6 sind nur die Anfangs- und Endmasse angegeben.

Tabelle 4. Cucurbita pepo. Versuch 60.

	—III	—II	—I	0	+I	+II	+III	+IV	+V
25. 7. 1912	10	11	7.5	4.7	2.3	1.5			cm
29. „ „	10	12.5	9.5	8	12.5	11	4.5		

Tabelle 5. Cucurbita pepo. Versuch 62.

25. 7. 1912	18	14.5	12	5	2.5	1.5			cm
30. „ „	18	14.5	14.5	8.5	11.5	11.5	6.5	3	1

Tabelle 6. Cucurbita. Versuch 65.

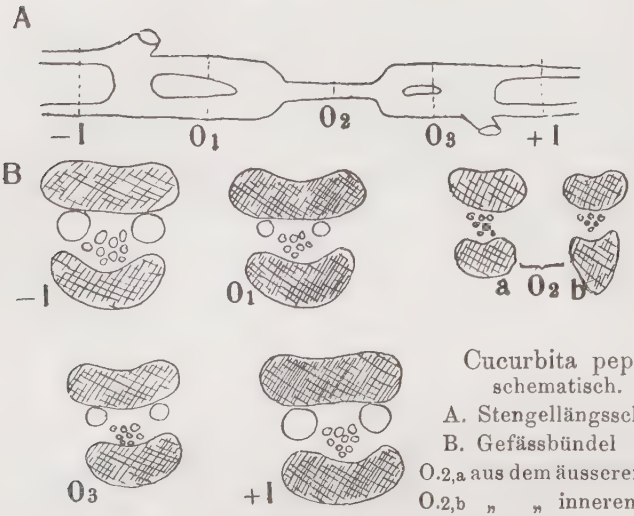
2. 8. 1912		15	9	3	2				cm
9. „ „		15.5	13.5	6	10.5	6	2.5	1	

Fig. 1

Die Einschnürung, die durch den Verband hervorgerufen ist, ist ganz bedeutend (Fig. 1 u. 2). Die folgende Tabelle 7 gibt dafür Masse an. Neben der Länge der Internodien ist deren Durchmesser in mm angegeben; wo der Stengel unregelmässigen Querschnitt besitzt, ist nicht der Mittelwert genommen, sondern sind die Durchmesser einzeln aufgeführt. In Jo_1 und Jo_3, den Stengelstrecken unterhalb und oberhalb des Verbandes finden wir einen etwas grösseren Querschnitt als im normalen J_{-1}. Der Unterschied ist aber verschwindend gering.

Cannabis sativa.

(Versuch vom 20. 6. — 17. 7. 1913).



Cucurbita pepo.
schematisch.
A. Stengellängsschnitt
B. Gefässbündel
$O_{2,a}$ aus dem äusseren Ring
$O_{2,b}$ „ „ inneren „

Fig. 2. Veränderungen der Gefässe durch den Verband

Tabelle 7. Cucurbita pepo. Versuch 81.

−I	O_1	O_2	O_3	+I	+II	+III	+IV	
17		9		11	8.5	3	2	cm Länge
10	11	3	11	9.9.8	6.5.5	4	3	mm Durchm.

Bei einer Reihe von Versuchen zeigte sich dicht oberhalb des Verbandes eine Anschwellung des Stengels (Fig. 1), selten bei Cucurbita, Bryonia und Humulus, öfter dagegen bei Vitis und Solanum, regelmässig bei Cannabis und Helianthus vorkommend. Der Stengel erreichte in allen Versuchen in J_{+I} mindestens eine Stärke, wie er sie in J_{-I} besass.

Die Messungen hätten an allen Objekten mit ähnlichen Resultaten wiederholt werden können; ausgeführt wurden sie noch an Helianthus und Cannabis. Nach beendetem Versuch ergaben sich bei Helianthus folgende Zahlen.

Tabelle 8. 2 Versuche 21. 6. — 21. 7. 1913.

Internodien	J—I	0	+I	+II	+III	+IV	
1. Versuch	13.5	6	11.5	11	8	3	cm Länge
2. Versuch	15	8	14	9	4.5		„ „

Tabelle 9.

	J—II	—I	0_1	0_2	0_3	+I	+II	+III	
Helianthus	14	11.5	6.5			10.5	7	3	cm Länge
14.6.-30.6.13	8	9	12	6	12	11/9			mm Durchm.

Tabelle 10. Cannabis sativa. 20. 6. — 13. 7. 1913.

—20	—10	—5	—1	0	+1	+2.5	+10	+18	+20	cm
7	7	6	6	3	12	10	8	7	6	mm

+25	+30	+33	+35	cm vom Verband
6	5	4	3	mm Durchm.

Tabelle 11. Cannabis sativa. 20. 6. — 17. 7. 1913.

—3	—1	—5.0	0	+0.5	2	10	cm vom Verband
6	7	8	3	12	9	7	mm Durchm.

Aus diesen Messungen ergibt sich, dass die Einschnürung ganz bedeutend gewesen ist. (Vergl. Fig. 1.) Der Pflanze ist es aber trotzdem möglich, durch diese enge Stelle, Stoffe zum Aufbau der Partien oberhalb des Verbandes zu leiten. Die beiden oben genannten Stengel von Cannabis erreichten oberhalb des Verbandes noch eine beträchtliche Länge, der erste mass dort 40 cm, der zweite 50 cm, dabei ist der Stengel nicht etwa kümmerlich sondern kräftig entwickelt und massiger als unterhalb, ein Umstand, der mit der Stauung der Stoffwechselprodukte zusammenhängen muss, wie wir später sehen werden.

An Versuchen von Cannabis sativa und Helianthus, die längere Zeit gedauert hatten, bemerkte ich, dass die Blätter oberhalb des Gipsverbandes an heissen Tagen welkten im Gegensatz zu den daneben stehenden freiwachsenden Pflanzen derselben Art. Gegen Abend erholten sie sich wieder vollständig. Wir müssen dies dahin deuten, dass die Wasserzufuhr bei der unter der lebhaften Sonnenwirkung gesteigerten Transpiration durch die eingeschnürte Stelle nicht mehr ausreichend genug war.

Bei einigen Versuchen löste ich den Verband nach beendetem Versuch und liess den Stengel weiterwachsen. Unter dem Verband hatte der Stengel äusserlich sein jugendliches Aussehen bewahrt. Bei Cucurbitaceen war er ganz dunkelgrün gefärbt. Die eingegipste Stelle nahm sofort nach ihrer Befreiung ihr Dickenwachstum wieder auf und erreichte nach ganz kurzer Zeit die normale Stengelstärke. Bei Cucurbita war dies schon nach drei Tagen der Fall. Hallbauer gibt an, dass er dabei ein Hinausgehen über das Mass beobachtet hätte. Vergleichen wir damit Versuche von Cucurbita, so wurde entsprechendes nicht gefunden. Bei Helianthus trat kein gleichmässiges Wachstum ein, das Stengelgewebe zerriss in den primären Markstrahlen. Merkwürdig blieb, dass nicht gleichzeitig Längenwachstum auftrat (Tabelle 12) Dies konnte aber in keinem Fall beobachtet werden. (Vergl. Hallbauer.) Der Grund dafür wird uns später klar werden.

Tabelle 12. Cucurbita. Versuch 79.

	— III	— II	— I	0	+ I	+ II	+ III	+ IV	+ V
3. 8. 1912	25	13	13	3.8	2	1			
8.[1]) „ „	25	13 5	17.5	5	5.5	2.4	2	0.7	
19. „ „	25	13.5	18	6	19	13	19	9.5	4.5

	+ VI	+ VII	+ VIII
3. 8. 1912			cm
8. „ „			
19. „ „	3	1.7	1

Das Wachstum in J o ist nur auf eine schwache Streckung der nicht eingegipst gewesenen Teile des Internodiums zurückzuführen. Durch Lösen des Verbandes wurde auch nicht das Wachstum der Internodien oberhalb des Verbandes beschleunigt.

Bei der Ausführung der Versuche musste darauf geachtet werden, dass alle Nebensprossen entfernt wurden, damit sie nicht die Rolle des Hauptsprosses übernahmen und dieser abstarb. Cucurbita entwickelt an seinen an der Erde entlangkriechenden Stengeln in den Knoten Wurzeln, die ebenfalls das Resultat beeinflussen können.

[1]) Der Gipsverband wurde am 8. gelöst.

Teil III.

Anatomische Untersuchungen.

Im Folgenden wird es unsere Aufgabe sein, die auf experimentellem Wege erhaltenen Veränderungen am Pflanzenstengel anatomisch zu untersuchen. Die Objekte sind sämtlich so bekannt, dass ich glaube, auf die Beschreibung des Habitus verzichten zu dürfen. Wohl werde ich aber die Gewebe des Stengels in dem Entwicklungsstadium, das der Stengel zur Zeit des Eingipsens inne hatte, und dann diejenigen eines normal entwickelten alten Stengels zu schildern haben, um an der Hand dieser Beschreibungen Veränderungen nachzuweisen. Die Reihenfolge, in der das Verhalten der einzelnen Objekte vorgeführt werden soll, entspricht den schon früher angestellten Betrachtungen über die Entwicklung mechanischer Gewebe.

1. Cucurbita pepo.

Um die durch den Gipsverband hervorgerufenen Veränderungen der Stengelgewebe zu verfolgen, kam es darauf an, möglichst viele Querschnitte durch die beeinflussten Stellen zu bekommen. Die Längsschnitte eigneten sich weniger, da sich der Kürbisstengel während des Versuchs oberhalb und unterhalb des Verbandes dreht, und man den Verlauf der Gefässbündel nicht in einer Ebene verfolgen kann. Die Internodien oberhalb und unterhalb zeigen meistens in ihrem Verlauf keine morphologischen Unterschiede, es genügt daher eine geringere Zahl von Schnitten für ein normales Stengelglied.

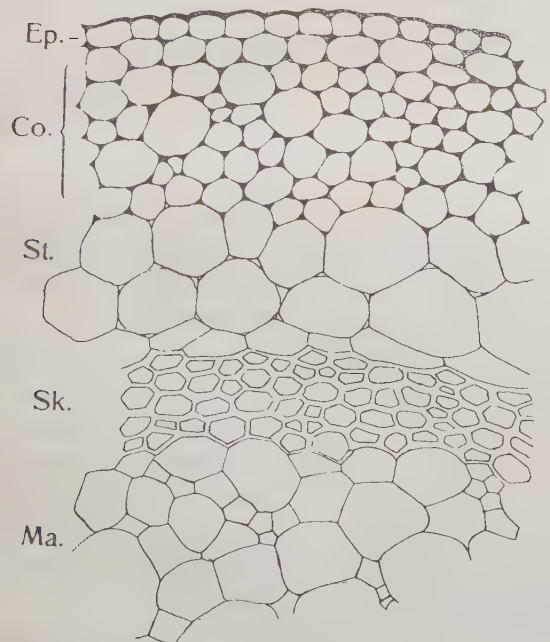


Fig. 3. [1]) Cucumis J —1. Vergr. 142.

Internodium —I ist immer normal entwickelt; betrachten wir an ihm die Struktur der Stengelgewebe. Unter

[1]) Zeichenerklärung für Fig. 3—7 Seite 23.

der Epidermis liegt eine mehrschichtige Zellage von regelmässigem Kollenchym, daran schliesst sich die aus 2—3 Schichten bestehende grosszellige Stärkescheide. Nach innen folgt dann ein geschlossener Ring von Sklerenchymzellen (Fig. 3).[1]) In nur wenigen Fällen ist der Ring unterbrochen. Die Gefässbündel sind bikollateral und in zwei Kreisen angeordnet, der äussere liegt vor den Stengelkanten, der andere in den Zwischenräumen nach innen vorgerückt. Der Gefässteil ist sowohl von dem inneren wie von dem äusseren Siebteil durch eine meristematische Zellage getrennt. A. Fischer[2]) nimmt ein meristematisches Gewebe nur zwischen äusserem Siebteil und Gefässteil an. Nach meinen Beobachtungen muss ich mich aber der Ansicht von Lothar[3]) und Bertrand[3]) anschliessen, die zwei Kambien annehmen, vom Gefässteil nach aussen und innen. Das Zentrum der Stengel ist von einem grossen Hohlraum erfüllt, der Flüssigkeit und Luft enthält. Dieselben Gefässbündel liessen sich leider nicht durch alle Querschnitte verfolgen, wir können daher nur die allgemeinen Verhältnisse berücksichtigen.

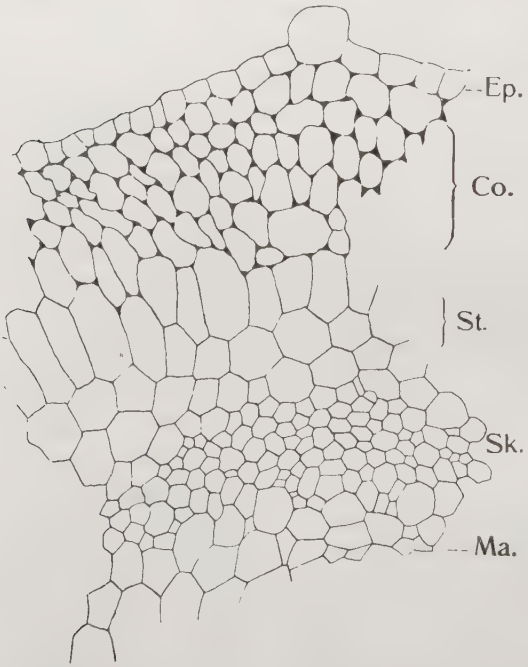


Fig. 4. Cucumis Jo. Vergr. 142.

Je näher wir dem Gipsverband kommen, desto schwächer werden die Verdickungen im Kollenchymgewebe, an der Übergangsstelle in den Verband ist es verwundet und teilweise verkorkt. Unter dem Verband ist das Kollenchym nicht auf seinem Entwicklungsstadium stehen geblieben, teilweise haben sich Kollenchymzellen in ihrer radialen Richtung verlängert. (Fig. 4 u. 5.)

[1]) Die Figuren von Cucumis können hier angeführt werden, weil Cucurbita dieselben Verhältnisse zeigt. Die Gewebe von Cucurbita sind nur viel grosszelliger und eignen sich daher nicht so gut zur Wiedergabe.

[2]) A. Fischer. Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin 1884. p. 7.

[3]) A. Fischer. l. c. p. 7.

Die Verdickungen in den Zellecken sind aber nicht stärker geworden, sie fehlen sogar z. T. ganz Die auf der Figur sofort in die Augen fallende Längsstreckung der Kollenchymzellen und der Zellen der Stärkescheide dürfen wir nicht etwa so deuten, dass das Gewebe nach aussen gewachsen ist, etwa in vom Gipsverband gelassene Hohlräume hinein. Vielmehr müssen wir ein Wachstum nach innen annehmen. Der Hohlraum wird im Verband unterdrückt. Die Stengelgewebe, deren radiale Wachstumsrichtung und Druck am Gipsverband Widerstand finden und sich umkehren, wachsen in den Hohlraum hinein und erfüllen ihn ganz. Dabei entsteht ein Zug nach innen, der die vorerwähnte Längsstreckung zur Folge hat. und nicht in den anderen

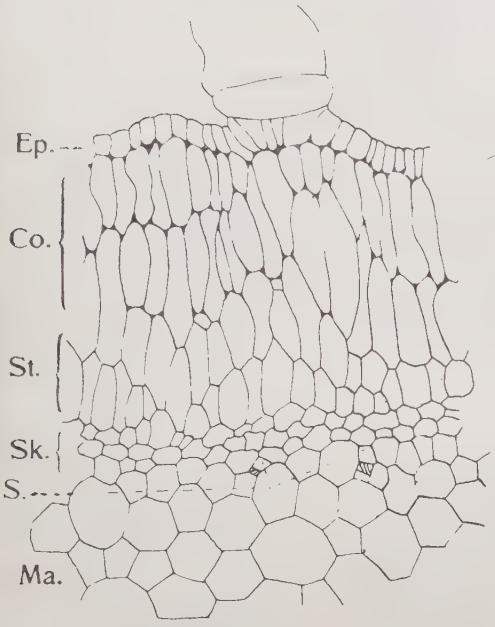


Fig. 5. Cucumis J o. Vergr. 142.

Warum diese allerdings im Kollenchym Geweben auftritt, ist schwer zu sagen. An der Austrittsstelle aus dem Verbande wiederholt sich die durch Verwundung hervorgerufene Verkorkung der äussersten Zellschichten. Danach erreichen die Gewebe aber wieder normale Ausbildung und Grösse wie in J_{-I}.

Die Zellen der Stärkescheide lassen in normalem Zustande wegen ihrer ellipsoiden Gestalt zwischen sich grössere Interzellularen (Fig. 3). Im Verband befinden sie sich zur Zeit des Eingipsens noch auf einem jüngeren Entwicklungsstadium, sie schliessen lückenlos aneinander. Der Gipsverband hindert die Ausdehnung des Stengels in die Dicke und damit die durch den Innendruck (Turgor) bedingte Abrundung der Zellen, er lässt die Interzellularen garnicht erst aufkommen. Dasselbe gilt natürlich auch für die parenchymatischen Gewebe im Mark.

Der nun folgende Sklerenchymring (Fig. 3) besteht in J_{-I} aus grossen fünf- oder sechseckigen, lückenlos aneinanderschliessenden Zellen mit stark verdickten Wandungen. Je näher wir dem

Verband kommen, desto schwächer wird die Verdickung der Zellwände, zunächst ohne Abnahme der Zellgrösse, im Verband hört die Verdickung schliesslich ganz auf, dort haben die Sklerenchymzellen das Aussehen von normalen jungen Zellen. Sie sind zartwandig und klein und lassen sich nur durch ihre Grösse, Regelmässigkeit und Lage als den Sklerenchymzellen entsprechend erkennen. Beim Verlassen des Verbandes spielen sich im Stengel dieselben Vorgänge in umgekehrter Reihenfolge ab. Der Charakter der Zellen wird immer ausgesprochener sklerenchymatisch und ist in J +1 wieder normal (Fig. 6). Der Verband hat also dieses Gewebe auf dem bei seiner Anlegung vorhandenen Stadium zurückgehalten und eine schwächere mechanische Entwicklung oberhalb und unterhalb veranlasst. Man vergleiche mit dem Gewebe unter dem Verband normales junges (Fig. 7).

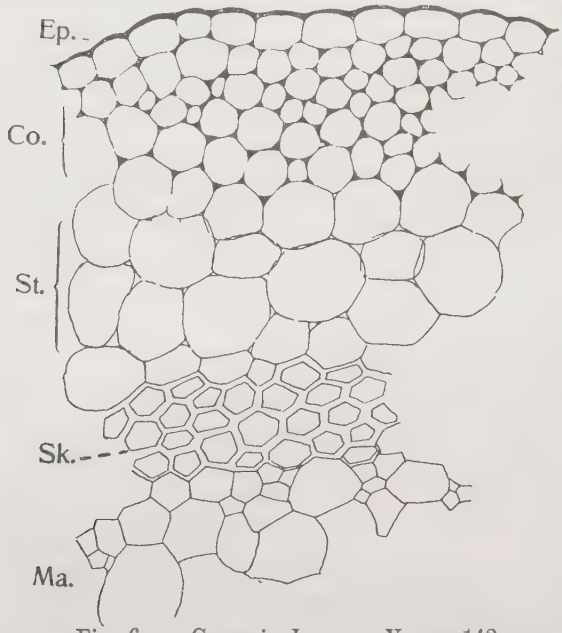


Fig. 6. Cucumis J+1. Vergr. 142.

Am bedeutungsvollsten für das Verständnis des Wachstums der Pflanzen überhaupt ist die Beantwortung der Frage nach dem Einfluss des Verbandes auf die Ausbildung der Gefässbündel. In einem Stengelstück, das dem eingegipsten an Länge und Durchmesser entspricht, finden wir junge Bündel, die nur enge Gefässe enthalten. Auf Längsschnitten erweisen sich die Gefässe als Ring- und Spiralgefässe, in keinem Fall sind schon Netzgefässe ausgebildet. Unter Umständen sind einige Gefässe gerade in der Ausbildung begriffen, die einzelnen Zellen sind schon langgestreckt, sie führen noch Plasma und haben die Querwände noch nicht resorbiert. Betrachten wir jetzt die Gefässbündel nach beendetem Versuch, so sehen wir, dass in dem Internodium — I, — der Stengel war äusserlich oberhalb und unterhalb des Verbandes normal entwickelt

(Fig. 2 u. 6), — die Gefässbündel normal, das heisst dem äusseren Umfang entsprechend fertig ausgebildet sind. Der Gefässteil enthält die beiden weiten für die Cucurbitaceen typischen Tüpfelgefässe, die in ihrer Grösse die übrigen Gefässe weit hinter sich lassen; ihre

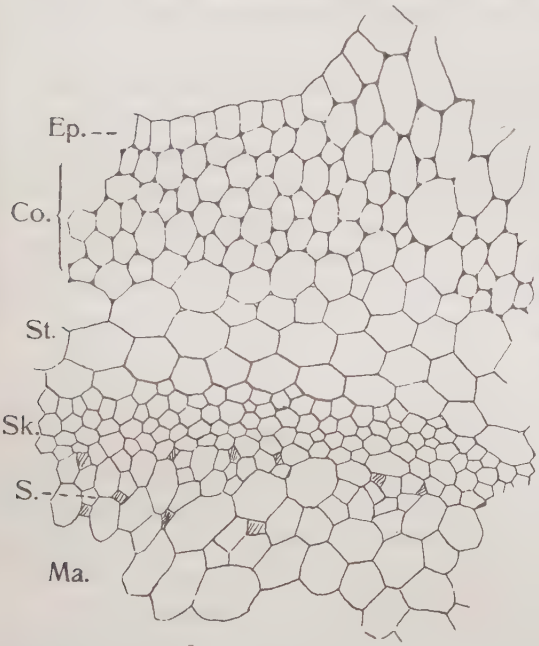


Fig. 3—7.

Cucumis sativus.

Periphere Gewebe.

Fig. 3 J$_{-I}$
Fig. 4 Jo
Fig. 5 Jo
Fig. 6 J$_{+I}$
Fig. 7 J$_{+IV}$

Ep. Epidermis
Co. Collenchym
St Stärkescheide
Sk. Sklerenchym
S. Siebröhren
Ma. Markgewebe

Fig. 7. Cucumis ganz jung J$_{+IV}$. Vergr. 142.

Weite ist im Verlauf von J$_{-I}$ konstant zu nennen. In Jo macht sich sofort eine Abnahme bemerkbar, die in erster Linie an den weiten Gefässen auffällt. Je näher wir dem Verband kommen, desto beträchtlicher wird die Abnahme, und schliesslich verschwinden die weiten Gefässe ganz. Im Verband selbst sind nur enge Gefässe vorhanden und auch diese nur in geringer Zahl. Die schematischen Figuren (Fig. 2) veranschaulichen die Übergänge. Auf jungen normalen Schnitten fanden wir noch in der Entwicklung begriffene Gefässe, dasselbe gilt auch für den Stengel unter dem Verbande. Oberhalb des Verbandes legt der Stengel sofort wieder die weiten Gefässe an, die engen Gefässe werden wieder weiter und zahlreicher. Wie anzunehmen war, werden die Gefässe um so mehr beeinflusst, je jünger sie sind. Die ältesten, die Ringgefässe und einige Spiralgefässe, sind schon zur Zeit des Eingipsens mehrere Internodien vorher und in den wenigen nachher bereits fertig, können also durch den Verband keine Einschränkung erfahren. Nach den

Beobachtungen muss angenommen werden, dass sich auch keine Gefässe neu gebildet haben, nur die einmal angelegten haben sich fertig entwickeln können. Auf den Längsschnitten zeigt sich besonders an den Übergangsstellen in den Verband hinein und wieder heraus die Veränderung der Gefässe, die weiten Gefässe sind wie in J_{-I} auch in Jo_1 fertig, ihre Wandverdickung ist verholzt; je weiter wir zum Verband kommen (Fig. 2), desto enger werden sie. Auch ihre Wandverdickungen werden immer schwächer, sie zeigen schliesslich nur noch Andeutungen davon, die Verholzung bleibt aus, und schliesslich gehen sie dann in eine einfache Zellreihe über. Dasselbe Schicksal erleidet eine Anzahl von den engen Gefässen. Die gleichen Vorgänge in umgekehrter Reihenfolge finden im Stengel bei seinem Verlassen des Verbandes statt. Die weiten Gefässe gehen wieder aus einfachen Zellreihen hervor, ebenso entstehen auch enge Gefässe, diese natürlich früher als die weiten.

Auf eine zahlenmässige Wiedergabe der Veränderung der Gefässweiten allgemein muss ich aus verschiedenen Gründen verzichten. Wenn es mir auch gelungen wäre, auf den einzelnen Querschnitten die einzelnen Gefässbündel zu identifizieren, was nur in den seltensten Fällen möglich war, so war doch die Wiedererkennung der einzelnen Gefässe nicht durchzuführen. Die Lage der Gefässe ist verschieden zu einander, und dann konnte nicht bewiesen werden, dass es nicht ganz neue Gefässe waren. Drittens werden die ältesten Gefässe nicht mehr zur Wasserleitung benutzt und führen nur Luft, sie können im Präparat aber nicht von den funktionierenden unterschieden werden.

Die Messungen konnten sich also nur auf die weiten Gefässe beschränken. Durch die Lage eines Nebenbündels fand ich das zu messende Gefässbündel wieder und konnte einzelne Gefässe in mehreren aufeinander folgenden Schnitten in Jo_1 u. Jo_2 verfolgen.

Tabelle 13 gibt die Länge und die Durchmesser der einzelnen Internodien an. (Vergl. Tabelle 7.)

Tabelle 13. Cucurbita. Versuch 81. 9. 8. — 16. 9. 1912

J—I	0_1	0_2	0_3	+I	+II	+III	+IV	+V	
17		9		11	8.5	3	2	1	cm Länge
10	11	4	11	9	5	4	3		mm Durchm.

Tabelle 14.

	O_1				O_2	
	Schnitt 1	2	3	4	5	6
Gefäss 1	$^{19}/_{17.2}$	$^{18}/_{13}$	$^{15}/_{11}$	$^{13}/_{10.5}$	—	—
„ 2	$^{12.5}/_{16}$	$^{15}/_{15}$	$^{11.5}/_{13}$	$^{11}/_{11.5}$	$^{6}/_{9}$	—
„ 3	$^{11}/_{7.5}$	$^{10}/_{11}$	$^{8}/_{10}$	$^{9}/_{9}$	$^{8}/_{7.5}$	—
„ 4	$^{7.5}/_{8}$	$^{5.5}/_{7}$	$^{7}/_{7}$	$^{7}/_{7.5}$	$^{7.5}/_{7.5}$	—

Die Tabelle 14 zeigt deutlich das schnelle Abnehmen der weiten Gefässe zum Verband hin, in dem sie also auf einem weiteren (6.) Schnitt nicht mehr vorhanden sind. Die Zahlen geben jedes Mal den grössten und kleinsten Durchmesser des betreffenden Gefässes an. Das dritte Gefäss, zwischen beiden liegend, nimmt langsam und weniger ab, während das vierte, ein enges Gefäss, das ich aus seiner Lage zu anderen wiedererkannte, seine Grösse nicht verändert; so geringe Schwankungen kommen auch an nicht beeinflussten Gefässen vor.

Tabelle 15.

$-I$	O_1 a	O_1 b	O_1 c	O_2	O_3	$+I$ a	$+I$ b
10.18	5 02	4.43	2 78	0	5 06	5.43	4 33

Die vorstehende Tabelle 15 gestattet einen Überblick über die Veränderung der Gefässe im äusseren Ring Zu dem Zweck mass ich an allen acht (einander folgenden) Schnitten die weiten Gefässe und nahm das Mittel J_{-I} kann als normal gelten, die Gefässbündel würden auch ohne Verband keine weitere Ausbildung erfahren haben. Unter Jo_1 sehen wir, trotzdem der Stengel ein wenig stärker ist als in J_{-1} (Tabelle 13), eine viel geringere Weite, in Jo_2 das völlige Verschwinden und in Jo_3 die gleiche Weite wie im Schnitt O_1 a. Wenn in J_{+I} die Gefässe keine grössere Weite zeigen, so lag das daran, dass sie noch nicht alle fertig ausgebildet waren.

Bei einzelnen Versuchen wurde, wie schon anfangs angegeben, der Verband, nachdem er einige Zeit gewirkt hatte, abgenommen. Dabei lagen im Stengel dieselben Verhältnisse vor wie eben be-

schrieben, es setzte jetzt wieder das Dickenwachstum ein, während dessen sich der Stengel qualitativ normal weiterentwickelte. Collenchym, Stärkescheide, Sklerenchym und ebenfalls die Gefässbündel wuchsen normal heran. Trotzdem wurde der Einfluss des Gipsverbandes nicht ganz beseitigt. Waren auch die weiten Gefässe wieder angelegt, so erreichten sie doch längst nicht ihre normale Grösse, wie folgende Tabelle (16) zeigt.

Tabelle 16. Cucurbita. Versuch 79.

a. R. äusserer, i. R. innerer Gefässbündelring.

—I	a. R. 23.25	i. R. 34.50
0_1	16.83	33.35
	16.63	34.50
	16 55	31.45
	15.63	33.60
	14.88	31.65
	11.78	24.90
	10.83	24.70
0_2	8.90	21.35
	9.18	18.45
0_3	11.35	21.15
	10.45	24.35
	11.95	24.95
	12.88	25.35
+I	19.75	26.66

Es handelt sich um Mittelwerte aus allen weiten Gefässen des jeweiligen Querschnittes. Hier wie in der letzten Tabelle entsprechen dem gleichen äusseren Umfang nicht gleiche Gefässweiten. Die Gefässe in Jo_1 und Jo_3 waren fertig, sie haben sich nicht mehr verändern können. Die Weite der Gefässe in J_{+I} darf nicht als Folge des Lösens des Verbandes angesehen werden, wir müssen vielmehr annehmen, dass diese schon vor Abnahme des Verbandes so weit waren; denn fertige Gefässe sind keines Wachstums fähig.

Der Einfluss auf die Siebteile ist nicht besonders auffallend. Sie bleiben im Verband sehr im Wachstum zurück. Einzelne Siebröhren lassen sich wegen ihrer geringen Weite auf Längsschnitten nicht gut verfolgen. Auf der Figur 2 sehen wir, dass die inneren Siebbündel der inneren Gefässbündel in den Hohlraum hineinwachsen und dabei längliche Querschnittsbilder zeigen.

Auf Querschnitten von jungen Stengeln finden sich, wie schon Fischer[1]) angibt, entocyclische Siebröhren innerhalb des Sklerenchymringes an diesen anschliessend (Fig. 7). Der eingegipste Cucurbitastengel, der allgemein seine jugendliche Ausbildung behalten hat, zeigt auch diese entocyclischen Siebröhren. Die von Fischer be-

[1]) A. Fischer. Siebröhrensystem bei Cucurbitaceen. Berlin 1884.

obachteten Siebröhrenkommissuren zwischen den einzelnen Gefässbündeln und nach den entocyclischen Siebröhren konnte ich nicht so regelmässig finden, wie es anscheinend bei Fischer der Fall war. Sie treten besonders zum Schluss der zweiten Wachstumsphase auf, bei den vorliegenden Versuchen war der Stengel im Verband auf der Grenze der ersten zur zweiten Phase stehen geblieben, oberhalb und unterhalb befand er sich aber schon in der dritten Phase. Trotzdem konnte ich bei mehreren Versuchen kurz hinter dem Verband solche Kommissuren nachweisen.

Bei einzelnen Versuchen wurde der Stengel in einem Alter eingegipst, bei dem die weiten Gefässe wenigstens schon in der Anlage vorhanden waren. In diesem Falle geringerer Einschränkung des Dickenwachstums wurden die weiten Gefässe fertig gebildet als Tüpfelgefässe mit engerem Lumen. Die Beeinträchtigung war nicht besonders gross, da der schon ziemlich gross ausgebildete Hohlraum ausgefüllt werden konnte.

Schon die makroskopische Betrachtung des Stengels lässt an diesem Unterschiede erkennen. Auf normalen Querschnitten treten die Stengelgewebe stark hinter dem mächtigen Hohlraum zurück. In Jo_1 sehen wir den Stengel sofort gewebereicher ausgebildet werden. Der Hohlraum hört schon eine kurze Strecke vor dem Verband ganz auf. (Fig. 2 A.) Im Verband hat er sich entweder garnicht erst bilden können, oder er ist ganz unterdrückt. Hinter dem Verbande entsteht er wieder allmählich. Newcombe[1]) fand, dass die Hohlraumbildung aufgehoben wird, wenn durch den Gipsverband eine Ausdehnung unmöglich gemacht wird. Dieses Resultat ist nach ihm als regulatorischer Prozess aufzufassen und wird wahrscheinlich deshalb bewirkt, weil das sonst vom Zerreissen betroffene Gewebe im Falle der Wachstumshemmung zu Transportzwecken benötigt wird. Diese Annahme muss ich für ganz unwahrscheinlich halten, erstens eignet sich das Markgewebe nicht für den Transport, die Stoffe könnten nur sehr langsam geleitet werden, und dann werden wir später bei Bryonia sehen, dass das Markgewebe, das dort normalerweise erhalten bleibt, im Gipsverband zerdrückt wird.

Bei einzelnen Stengeln, die ich weiterwachsen liess, nachdem ich sie vom Gipsverband befreit hatte, wurde der Hohlraum noch gebildet.

---

[1]) Newcombe. On the cause and conditions of lysigenous cavity formation. Annals of Botany, Bd. 8. 1894.

2. Cucumis sativus.

Cucumis steht verwandtschaftlich Cucurbita sehr nahe, wir werden daher auch ähnliche Resultate erwarten dürfen. Der Stengel gleicht in seinem anatomischen Bau dem von Cucurbita so sehr, dass wir dort die Figuren von Cucumis anführen können. Die Gewebe sind kleinzelliger und eignen sich deshalb besser zur Wiedergabe.

Zunächst ist zu berücksichtigen, dass die Dickenunterschiede von eingegipsten Stengeln und fertigen normalen bedeutend geringer sind, die Einschränkung des Wachstums also nicht so gross sein kann. Abweichend von Cucurbita ist die geringere Ausbildung des Hohlraums bei Cucumis.

Die Rindengewebe und der Sklerenchymring reagieren in der gleichen Weise wie bei Cucurbita. Das Collenchym streckt sich radial, und das Sklerenchym bleibt auf dem vor dem Eingipsen vorhandenen Stadium stehen. (Fig. 3—7.) Die Gefässbündel leiden wegen des fehlenden Hohlraums noch mehr. Die ältesten Gefässe werden sehr oft zerdrückt. Allgemein werden die Gefässe, je näher wir dem Verbande kommen, die älteren weniger, die jüngeren mehr, enger. Bei Cucumis können wir Tüpfelgefässe an den Übergangsstellen in den Verband hinein und wieder hinaus verfolgen, aber zwischen diesen gehen auch sie in undifferenzierte Zellreihen über. Unter dem Verbande finden wir nur Ringgefässe vor. Beim Verlassen des Verbandes kehren am Stengel die Verhältnisse in umgekehrter Reihenfolge wieder.

3. Bryonia alba.

In Bryonia alba haben wir wieder eine Cucurbitacee vor uns, die aber viel zierlicher gebaut ist als Cucurbita pepo und Cucumis sativus. Trotzdem ist es möglich, die Stengel auf einem sehr frühen Stadium einzugipsen. Histologisch stimmt Bryonia bis auf das Fehlen des Hohlraums genau mit seinen Verwandten überein, doch finden wir hier zum Teil abweichende Resultate. Manchmal bleibt der Stengel auf dem Stadium stehen, auf dem er sich vor dem Eingipsen befindet, dann zeigt er aber bei anderen Versuchen auch eine Weiterentwicklung, wie an den Figuren deutlich zu erkennen ist.

[1]) 28.5. — 3.6.1913 (—)	[4]) 29.5. — 7.6.13 (—)	[6]) 5.6. — 18.6.13 (—)
[2]) — 5.6.1913 (—)	[5]) — 9.6.13 (+)	[7]) — 18.6.13 (+)
[3]) — 9.6.1913 (+)		[8]) — 23.6.13 (+)
		[9]) — 8.7.13 (+)

Versuchsdauer der untersuchten Objekte.

(—) Stillstand des Wachstums, (+) Weiterentwicklung unter dem Verbande.

Von den untersuchten 9 Objekten zeigten 5 eine Weiterentwicklung. Betrachten wir einen jungen Querschnitt (Fig. 11 u. 13), so zeigt sich darauf unter dem Kollenchym und der Stärkescheide die Anlage des Sklerenchymringes. Der Stengel ist voll, den äusseren Ring setzen kleinere, den inneren grössere Gefässbündel zusammen. Im Vasalteil sind nur Ring- und Spiralgefässe vorhanden. Die jüngsten Gefässe sind noch nicht ausgebildet, sie sind zartwandig und führen Plasma. Wie bei den vorhergehenden Objekten sind die Internodien unterhalb des Verbandes normal. Auf Querschnitten in J_{-1} (Fig. 8) finden sich in allen Fällen die Stengel normal ausgebildet vor, fertige Gefässbündel und ein fester Sklerenchymring. In Jo wird das Festigungsgewebe schwächer, die Gefässbündel kleiner und damit vor allen Dingen die weiten Gefässe, die bei den erwähnten 4 Versuchen (Nr. 1, 2, 4, 6) wie bei Cucurbita und Cucumis aufhören und in blosse Zellreihen übergehen. Unter dem Verband gibt dann der Stengel ein Bild auf Querschnitten wie Fig. 9 u. 12 zeigen. Der Unterschied zum normalen J_{-1} ist beträchtlich. Zuerst fällt daran die übrigens nicht auf allen Schnitten und nicht mit derselben Regelmässigkeit nachzuweisende radiale Streckung der Kollenchymzellen auf, deren Auftreten hier nicht ohne weiteres zu erklären ist. Vor dem Eingipsen ist kein Hohlraum vorhanden. Es finden sich auch keine anderen Zellen, auf deren Kosten sich diese Vergrösserung hätte vollziehen können. Die Gefässbündel sind auf ihrem Entwicklungsstadium stehen geblieben. Unter der Anlage des Sklerenchymringes verlaufen zahlreiche Siebröhren. Die Markzellen sind sehr plasmareich. Oberhalb des Verbandes erreicht der Stengel sehr schnell seine normale Ausbildung. J_{+1} ist so gut wie garnicht von J_{-1} zu unterscheiden

Die Versuche wurden an ganz jungen Stengeln ausgeführt, deren Querschnitte eine gleiche äussere Entwicklung zeigte, dabei konnte der eine Stengel trotzdem schon etwas weiter entwickelt sein als der andere. Damit kann aber nicht unmittelbar das verschiedene Resultat der Versuche erklärt werden. Wir können nur annehmen, dass bei genügend langer Versuchsdauer, die bei jedem Individuum verschieden sein wird, umso mehr als wir ja kein bestimmtes Mass für seine Entwicklung zur Zeit des Eingipsens besitzen, die Markzellen im Innern des Stengels absterben und zerdrückt werden. Als Folge davon erscheinen die dunklen Streifen, wie wir sie auf Fig. 12 sehen. Dadurch wird Raum geschaffen für die der Pflanze so notwendigen Gefässbündel, und hier sind natürlich die am nächsten

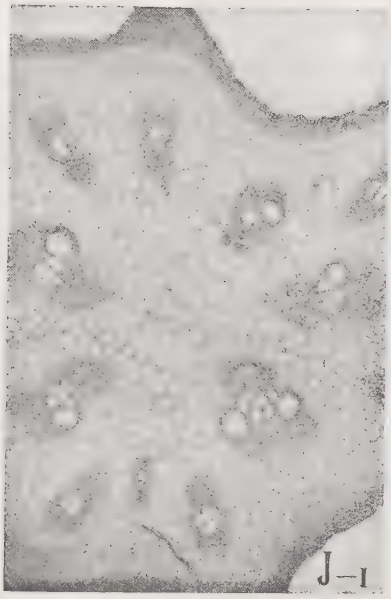


Fig. 8.

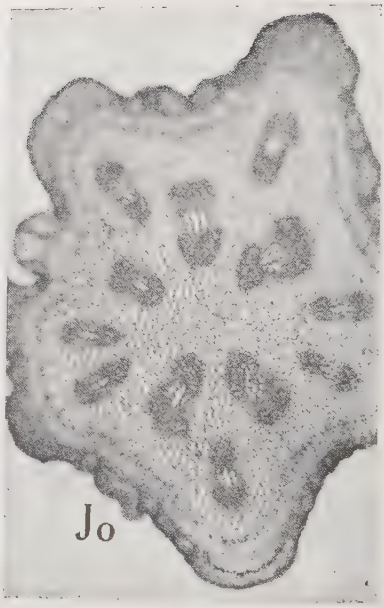


Fig. 9.

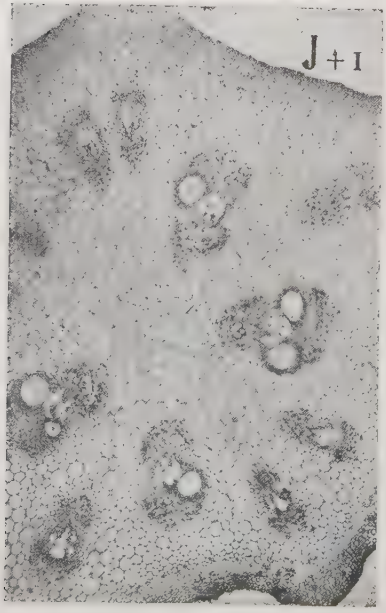


Fig. 10.

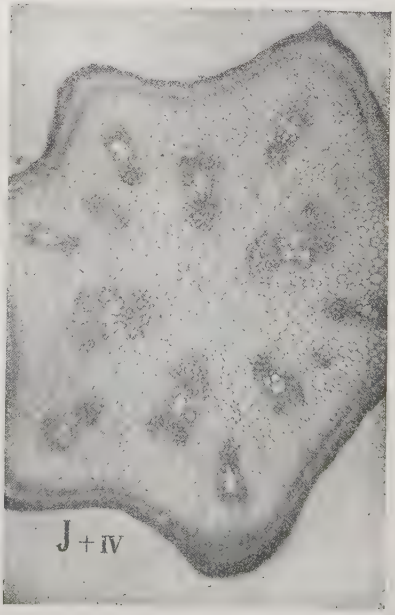


Fig. 11.

Bryonia. Stengelquerschn. Vergr. 26.

Fig. 8–11 Versuch 28. 5. — 3. 6. 1913.

liegenden inneren Bündel am meisten begünstigt. In ihnen entwickeln sich regelrechte Tüpfelgefässe, deren Gestalt wir auf Längsschnitten noch verfolgen werden. Wenn bei so weiterentwickelten eingegipsten Stengeln die erwähnte Veränderung des Collenchyms eintritt, so dürfen wir nicht behaupten, es geschehe auf Kosten der

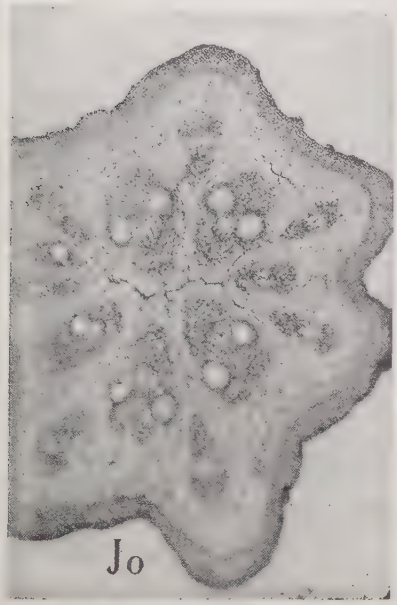


Fig. 12.

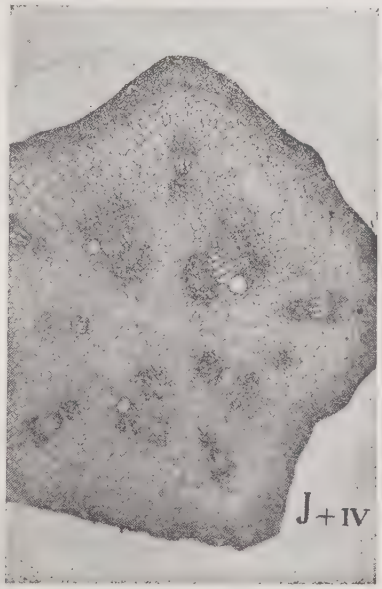


Fig. 13.

Fig. 12 u. 13. Versuch 5. 6. — 18. 6. 1913. Vergr. 26.

Markzellen, da sie ja auch eintritt auf Querschnitten, an denen keine Veränderung der Markzellen wahrgenommen werden kann. Die Versuche Nr. 1, 2, 4 u. 6 befanden sich kürzere Zeit im Verband, die Markzellen waren beim Eingipsen zu jung und zu lebenskräftig.

Verfolgen wir auf Längsschnitten den Verlauf der Gefässbündel, so finden wir in einem Fall vollkommene Übereinstimmung mit Cucurbita und Cucumis. Beim andern Fall verlaufen die weiten Gefässe durch den Stengel unter dem Verband hindurch, sie können ihre Weite ohne grosse Einschränkung behalten. Die Wandverdickung ist auch unter dem Verband fertig ausgebildet. Es variiert aber die Zusammensetzung des Gefässes. Die Form der ein Gefäss aufbauenden Zellen kann man an den Ringwulsten, den Überresten

der Querwände, noch sehr gut erkennen. Unter dem Verband ist jedes Längenwachstum unterdrückt, die Gefässzellen werden also ihre Schwesterzellen im Vasalparenchym nicht viel in der Länge übertreffen, je mehr wir in den Verband hineinkommen, desto näher rücken die Querwände aneinander, aus längsoblongen werden queroblonge Gefässglieder. Für das Gefäss bedeutet dies einen Schutz gegen Zerdrücktwerden, da die Aussteifungen der Wände viel zahlreicher auftreten. Ausserdem sind die Ringwülste ausserordentlich kräftig und reichen tiefer als gewöhnlich in den Gefässraum hinein. Es handelt sich um tüpfelartige Anlagerungen an die Reste der Querwände, die, normal fast ganz aufgelöst, hier brettartig entwickelt sind. In der Längsrichtung der Gefässe sind sie von Tüpfeln durchbohrt. Oberhalb des Verbandes bahnen sich auch hier wieder normale Verhältnisse an.

Der Unterschied in der Entwicklung unter dem Verbande macht sich auch äusserlich bemerkbar in der Länge des Sprosses oberhalb der eingegipsten Stelle. Die Stengel, die eine Weiterentwicklung im Verband erfahren haben, sind in ihrem Längenwachstum wenig beeinflusst. Die folgende Tabelle 17 zeigt diesbezügliche Unterschiede.

Tabelle 17. Bryonia.

	J—II	—I	0	+I	+II	+III	+IV	+V	
Versuch 19	10	5.7	3	6	5	2.5	1.2		cm
„ 21	10	4	3	6.5	7	6	6.5	3.5	„

	+VI	+VII	+VIII	+IX	+X	+XI	
Versuch 19							cm
„ 21	5	4	5	3	2.5	1	„

Beide Versuche sind zu gleicher Zeit an äusserlich gleichen Stengeln angelegt. Der erste Versuch (19) entspricht dem Stillstand der Entwicklung unter dem Verband. Im zweiten (21) haben sich die weiten Gefässe gebildet, das Objekt hat den Einfluss des Verbandes überwunden.

Fassen wir jetzt die anatomischen Resultate bei den Cucurbitaceen kurz zusammen, so können wir zuerst Übereinstimmung bei den Objekten konstatieren. Im Verband ist der Stengel auf dem Entwicklungsstadium stehen geblieben. In ihm hat sich kein Festigungsgewebe bilden können, das Sklerenchym ist auch eine kurze Strecke oberhalb und unterhalb schwächer als im normalen Stengel ausgebildet. Die Gefässbündel sind beträchtlich in ihrem Wachstum gehemmt. Die weiten Gefässe sind im Verband unterdrückt, die Zahl der Gefässe ist geringer als in J_{-1} und J_{+1}. Wenn darin Bryonia Abweichungen zeigt und in einzelnen Versuchen unter dem Verbande weite Gefässe anlegt, so widerspricht dies nicht dem Gesagten. Hier ist das Markgewebe zerdrückt und dadurch Raum geschaffen, den die Pflanze zum Ausbau der für sie notwendigen Gefässbündel ausnützt. Bei allen drei Pflanzen finden wir unter dem Verband die Erscheinung wieder, dass die Collenchymzellen radiale Längsstreckung erfahren.

4. Vitis vinifera.

Betrachten wir auf dem Querschnitt einen älteren Stengel von Vitis vinifera, dann fallen an ihm zuerst die zahlreichen fast zu einem geschlossenen Ring vereinigten Gefässbündel auf. Die Gefässe liegen in einem geschlossenen Holzring eingebettet. Sie sind vom Siebteil durch eine Cambiumschicht getrennt, die sich durch das Interfascicularcambium zum geschlossenen Cambiumzylinder erweitert. In dem Alter, in dem der Verband angelegt ist, sind die Stengelgewebe noch auf einer sehr jungen Entwicklungsstufe, das Vasalparenchym ist kleinzellig, noch nicht verholzt und umschliesst in einzelnen Bündeln 3—4 fertige enge Gefässe, die übrigen Gefässe 4—6, sind erst in der Anlage begriffen, sehr plasmareich, dünnwandig und haben noch nicht ihre endgültige Weite erreicht. Im Siebteil und dem sich an diesen anschliessenden Hartbast liegen zahlreiche Gerbstoffzellen verstreut. Der Gerbstoff tritt auch im parenchymatischen Gewebe ausserhalb des Interfascicularcambiums und unter der Epidermis auf. Der chemische Nachweis wurde mit Eisenchlorid geführt. In den seltensten Fällen sehen wir nach beendetem Versuch in J_{-1} im Siebteil und Bastteil gerbstoffhaltige Zellen. Der Bastteil besteht auf diesem Stadium aus meist noch nicht verholzten, nur verdickten Zellen.

Im Gipsblock zeigt sich der Stengel im Dickenwachstum vollkommen gehemmt, er ist auf dem Entwicklungsstadium stehen

geblieben, auf dem er sich vor dem Anlegen des Verbandes befand. Der Querschnitt durch diese Strecke unterscheidet sich nicht von dem durch einen normalen noch unverholzten Stengel. Auffallend ist das häufige Auftreten der Gerbstoffzellen, die, wie auf Längsschnitten zu sehen ist, in Reihen angeordnet sind. Je näher man dem Verband kommt, desto zahlreicher werden die Gerbstoffzellen, sie nehmen nach dem Verlassen des Verbandes an Zahl ab. Das Kambium erscheint aufgebraucht. Die Gefässe werden in derselben Weise beeinflusst wie bei den Cucurbitaceen; die Tüpfelgefässe, die sich neben den anderen vor dem Verband finden, kommen in diesem nicht vor, hier sind nur Ring- und Spiralgefässe ausgebildet mit Übergängen zu Leitergefässen. Oberhalb des Verbandes ist der Stengel bei fast allen Versuchen stärker als in J_{-1} und grosszelliger, aber nicht in allen Fällen so weit in der Ausbildung wie in J_{-I} fortgeschritten; wir müssen annehmen, dass dies nur an der Dauer des einzelnen Versuchs gelegen hat.

5. Humulus lupulus.

Bei Humulus lupulus finden wir im Internodium —I (Fig. 14) und im normalen gleichaltrigen Stengel einen kräftigen Holzring ausgebildet, in dem die Gefässe in radialen Reihen angeordnet verteilt liegen. Holzteil und Bast sind durch einen ununterbrochenen Kambiumring getrennt. Die Siebröhren sind nicht in kompakten Bündeln vereinigt, sondern liegen rings um den Stengel. Der Bast wird abgeschlossen durch einige Lagen sklerenchymatischer Zellen, die je nach dem Alter mehr oder minder verdickt und prosenchymatischer Natur sind. Je mehr wir den Stengel

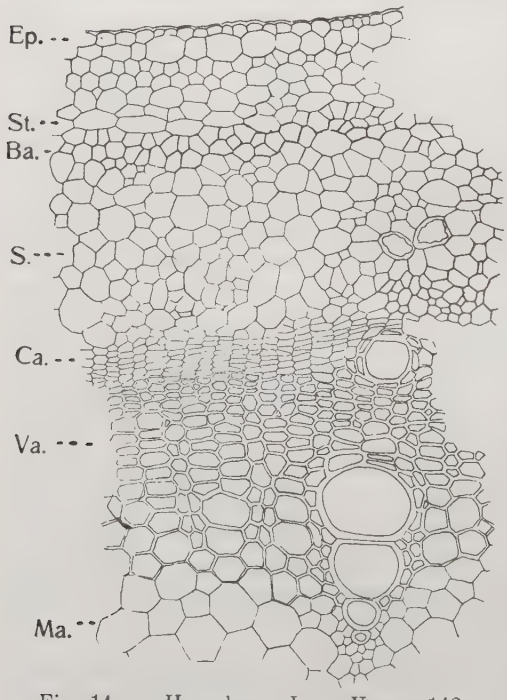


Fig. 14. Humulus —I. Vergr. 142.

zum Verband hin verfolgen, desto mehr verändert sich sein Aussehen. Von Holzbildung findet sich schliesslich keine Spur mehr ausser in den Gefässwandungen. Der Schnitt (Fig. 15) hat das Aussehen eines normalen jungen, abgesehen davon, dass er infolge der Konservierung an einigen Objekten verzerrt erscheint. Der Stengel unter dem Verband, in dem kein Festigungsgewebe vorhanden ist, schrumpft unregelmässiger als normal. Wird der Stengel so geschnitten, dann dehnt er sich in der wässerigen Farblösung nicht gleichmässig aus. Das Fehlen des Holzringes können wir mit dem Fortfall des Sklerenchymringes vergleichen, den wir übereinstimmend bei den Cucurbitaceen finden.

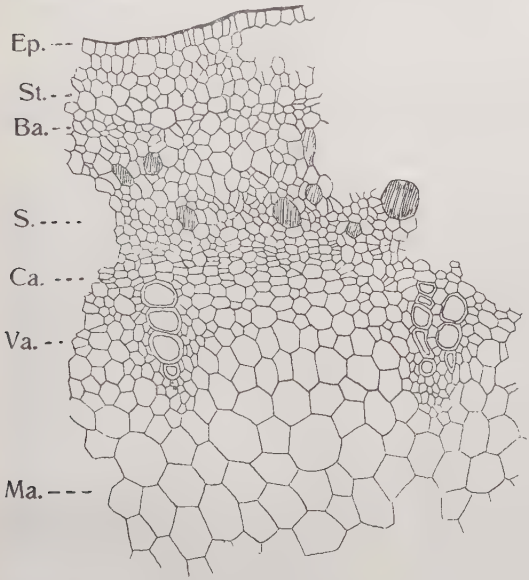


Fig. 15. Humulus 0. Vergr. 142.

Hier wie bei Vitis fallen zuerst die zahlreichen Gerbstoffzellen auf, die sich mit Hämatoxylin gleichmässig dunkel färben. Der chemische Nachweis wurde auch hier mit Eisenchlorid erbracht. Nach normalen jungen Schnitten zu schliessen sind zur Zeit des Eingipsens im Stengel nur kleine Gefässbündel ausgebildet. Jedes einzelne Gefässbündel enthält weniger Gefässe und zwar nur Ring- und Spiralgefässe, daneben noch Gefässe, die in der Anlage begriffen sind, ohne Wandverdickung und noch Plasma führend. Im Verband finden wir nun neben den primären Gefässen wohlausgebildete Tüpfelgefässe, die beträchtlich enger als die normalen sind und aus kurzen Zellgliedern bestehen. Wir können also eine Weiterentwicklung unter dem Verbande konstatieren. Gefässe, von denen wir normalerweise annehmen, dass sie Spiralverdickungen anlagern, sind zu Tüpfelgefässen geworden. Die Entwicklung ist wahrscheinlich unter denselben Bedingungen vor sich gegangen wie bei Bryonia.

Ein Hohlraum, der normal im Stengel auftritt, hat sich nicht bilden können.

6. Physalis Alkekengi.

Aus der Familie der Solanaceen benutzte ich Physalis Alkekengi, Datura Stramonium und Solanum dulcamara, Pflanzen, die ihrer verschiedenen Lebenshaltung entsprechend in ihrem Verhalten unter dem Gipsverbande zum Teil beträchtlich von einander abweichen.

Physalis ist auf einem sehr jungen Stadium eingegipst. Von Holzbildung ist ausser in Gefässen nichts wahrzunehmen. Die Gefässe sind zu Bündeln vereinigt, die durch Interfascicularcambium mit einander in Verbindung stehen. Die Siebteile sind den Vasalteilen nach innen und aussen vorgelagert. Daneben finden sich auch Siebröhren zu mehreren vereinigt ausserhalb und innerhalb des Cambiumringes verstreut. Vergleichen wir damit einen eingegipst gewesenen Stengel auf dem Querschnitt, so kommen an ihm dieselben Verhältnisse vor. Nur im Kollenchym und der primären Rinde sehen wir wieder die schon bei früheren Versuchen festgestellte Längsstreckung in radialer Richtung. In J_{-I} ist der Stengel normal weiter gewachsen. Es hat hier eine kräftige Holzbildung stattgefunden. Dann sehen wir weiter zahlreiche und kräftige Bastfasern, aussen zu einem einschichtigen, unterbrochenen Ringe angeordnet, im Mark besonders vor den Gefässbündeln unregelmässig verstreut. Zwischen den Gefässbündeln ist ein gefässloser Holzring ausgebildet. Der Vasalteil enthält in diesem Stadium besonders reichlich weite Tüpfelgefässe. Am Übergang in den Verband ist der Unterschied der Stengelgewebe nicht so gross wie bei Cucurbita, Cucumis und Vitis. Die Holzbildung hört nicht sofort auf, sondern geht noch eine kurze Strecke in den Verband hinein. Die Tüpfelgefässe werden immer enger und reichen bis zur Mitte des Verbandes, sie hören allmählich auf, und dann finden sich nur noch Ring- und Spiralgefässe. Nachdem der Stengel den Verband verlassen hat, ist er wieder normal entwickelt. J_{-I} und J_{+I} unterscheiden sich durchaus nicht voneinander. Der Querschnitt J_{+II} zeigt vom selben Objekt einen schwächeren, jüngeren Stengel als Jo, und doch ist dieser weiter in der Ausbildung seiner Gewebe fortgeschritten als in Jo. Der Schnitt J_{+III} entspricht qualitativ dem durch Jo. Mitbestimmend für die Ausbildung unter dem Verband ist aber auch die individuelle Veranlagung. Bei einem Versuch fand ich zum Beispiel den Holzring zum Teil, wenn auch nur schwach, angelegt. Allen Versuchen gemeinsam war die gänzliche Unterdrückung der vorher und nachher kräftig entwickelten Bastfasern.

7. Cannabis sativa.

Die Versuche von Cannabis sativa sind, wie im morphologischen Teil bemerkt wurde, und wie Fig. 1 zeigt, schon äusserlich recht instruktiv und lassen auch eine Beeinflussung der anatomischen Verhältnisse erwarten. In Fig. 16 sehen wir einen jungen normalen Stengel, der dieselbe Beschaffenheit hat wie der Stengel bei den Versuchen vor dem Eingipsen. Wir erkennen daran unter der Epidermis kollenchymatisches Gewebe, das die am Stengel vom Grunde der Blätter herablaufenden Stengelkanten ausfüllt. Daran

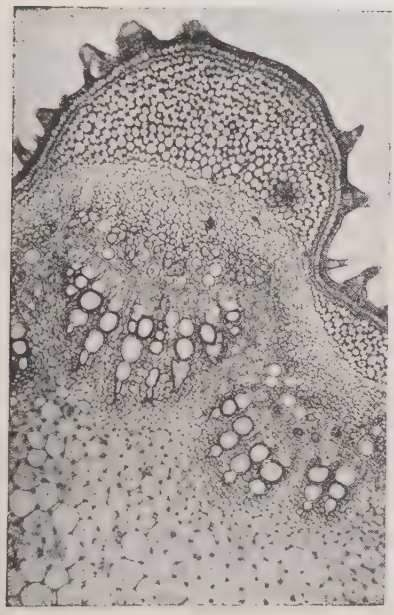


Fig 16. Normal jung. Vergr. 60.

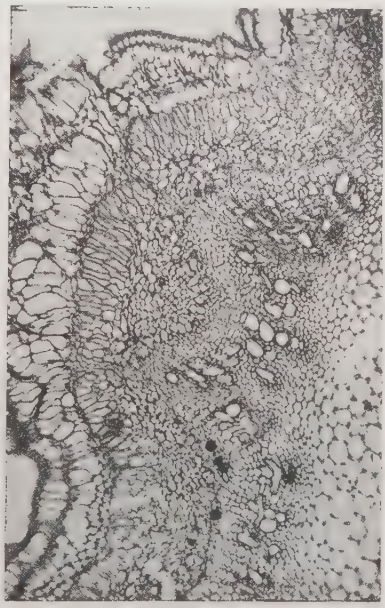


Fig. 17. Im Verband (Versuch 20. 6. — 17. 7. 13). Vergr. 60.

schliesst sich nach der Stärkescheide der Bastteil, dessen Zellen dünnwandig sind. Hier und im Siebteil liegen zahlreiche Gerbstoffzellen verstreut. Zwischen Siebteil und Gefässteil dehnt sich die Cambiumschicht aus. Die Gefässe sind strahlenförmig im Vasalteil angeordnet, Holzparenchym ist noch nicht vorhanden. Der Wandverdickung nach, die bei den jüngsten fehlt, haben wir es mit Ring- und Spiralgefässen zu tun. Die Zellen des Marks sind plasmareich. Je weiter wir von der Spitze zur Basis kommen, desto weiter entwickelt ist der Stengel. Fig. 19 zeigt uns einen Querschnitt durch einen normalen fertigen Stengel. Er ist bei Versuch

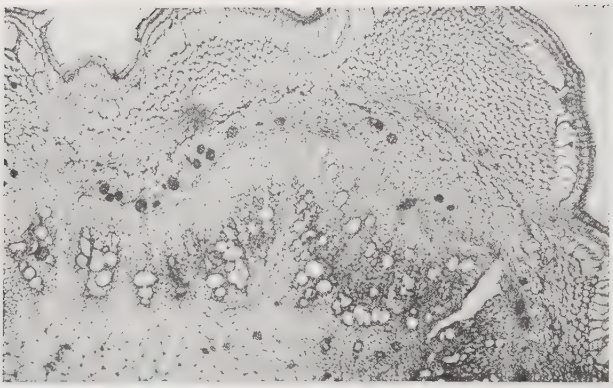


Fig. 18. Im Verband (Versuch 20. 6. — 13. 7. 13). Vergr. 60.

(20. 6.—17. 7. 1913) in 3.5 cm Tiefe unter dem Verbande geführt. Zuerst fällt uns der Hohlraum auf, der sich schon frühzeitig bildet. Durch sekundäres Wachstum ist ein kräftiger Holzring entstanden. In ihm sind die Gefässe verstreut als Tüpfelgefässe ausgebildet. Zwischen den Primordialgefässen, in den Markkronen, hat keine Verholzung stattgefunden. Der Bastteil wird durch geschlossene Bastbündel gebildet.

Beobachten wir nach dieser allgemeinen Orientierung über das Wachstum bei Cannabis seine Beeinflussung durch den Gipsverband. Die Versuche sind von verschiedener Dauer, aber vom gleichen Tage, an gleichalten Pflanzen und gleichstarken Stengeln angestellt. Der Einfachheit halber werde ich dabei den Beschreibungen der einzelnen Querschnitte deren Abstand vom Gipsverband voranstellen. Wo dieser nicht bekannt ist, bezeichnete ich den Schnitt mit — n (normal) oder + n (sehr jung, normal).

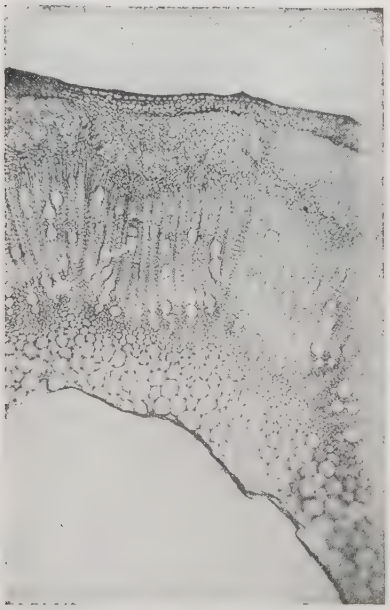


Fig. 19. Normal alt. Vergr. 26.

Versuch 20. 6.—30. 6. 1913. Wenig unterhalb des Verbandes ist der Stengel normal ausgebildet, die Verholzung hat begonnen, ebenso die Bastfaserbildung, sie sind aber noch schwach. Ein Hohlraum ist vorhanden. Im Verband ist der Stengel auf demselben Stadium stehen geblieben, auf dem er sich schon vorher

befand. Der Siebteil erscheint aber ganz zerdrückt. Wir müssen annehmen, dass dies eine Folge des Verbandes und nicht der Konservierungsmethode ist. Sehr zahlreich ist das Auftreten der Gerbstoffzellen. Oberhalb des Verbandes ist der Stengel sofort wieder stärker, er erreicht sogar einen grösseren Umfang als vor dem Verband. Seine Gewebe sind grosszelliger, in der sekundären Ausbildung des Holzes und der Bastfasern steht er aber hinter — n zurück. Bemerkenswert ist, dass auch hier eine Strecke oberhalb des Verbandes der Hohlraum noch unterdrückt ist.

Versuch 20. 6. — 7. 7. 1913.

— n. Der Stengel zeigt eine kräftigere Entwicklung im Holz und im Bastteil als im vorigen Versuch.

0. Der Siebteil erscheint wieder zerdrückt, in ihm und im Bastteil sind zahlreiche Gerbstoffzellen erhalten. Die Gefässe sind radial zerdrückt. Im Kollenchym tritt die schon öfter beobachtete radiale Längsstreckung der Zellen auf.

Versuch 20. 6. — 13. 7. 13.

— 3 cm. Kräftige Bastfasern, breiter Holzring, sekundäre Bastbündel. — 0.5 cm. Der Stengel zeigt unterhalb des Verbandes eine Anschwellung, grosszelliges Gewebe, kräftige Bastfasern und Holzparenchym.

0 cm. Die Einschnürung ist beträchtlich, die Gewebe sind stark deformiert. Die Gefässe sind zum grössten Teil zerquetscht, zwischen den jüngsten Gefässen wird ein unregelmässiges Holzparenchym angelegt. Siebteil und Bastteil sind ebenfalls zerdrückt. Unter der Epidermis ist die äusserste Kollenchymschicht radial gestreckt.

+ 0.5 cm. Oberhalb des Verbandes schwillt der Stengel beträchtlich an, bedeutender als in — 0.5 cm. (Vergl. oben). Die Gewebe dehnen sich wieder aus, die Bastfasern werden umfangreicher ausgebildet und stark verdickt. Wir sehen sogar neben den bisher beobachteten noch Bündel zweiter Ordnung, der primäre Siebteil ist zerdrückt. Der Holzring ist besonders kräftig. Von ihm nach innen um die Markkronen herum zeigen sich dickwandige getüpfelte Markzellen. + 3.5 cm. Normale Ausbildung, Hohlraum wieder vorhanden.

Versuch 20. 6. — 13. 7. 13.

— 5 cm. Normale Ausbildung, Bastfasern. — 0.5 cm. weniger Holz im Vasalteil.

0 cm. Der Stengel ist gegenüber dem vorigen Versuch trotz der gleichen Versuchsdauer weiterentwickelt. Im Vasalteil hat sich reichlich Holz gebildet. Die ältesten Gefässe, meistens Ring- und Spiralgefässe mit steileren Windungen, sind zerdrückt, das ist nicht dem eingegipsten Stengel eigentümlich, weil wir diese Gefässe oft auch schon im normalen jungen Stengel ausser Funktion gesetzt sehen. Dann folgen die zur Zeit des Eingipsens funktionierenden Gefässe, sie sind gut erhalten, während die damals noch nicht fertigen Spiralgefässe (Fig. 18), mit noch nicht verholzten Wandverdickungen, zerdrückt sind, Verholzung ist noch nachträglich eingetreten. Dann schliesst sich ein Holzkörper an, in dem weite Tüpfelgefässe liegen. Im Bast, dessen dünnwandige Elemente wieder stark unter dem Druck zu leiden gehabt haben, finden sich einige z. T. verholzte Bastfasern. Im Siebteil treten zahlreich Gerbstoffzellen auf. Die äusserste Schicht des Kollenchyms zeigt radiale Streckung.

+ 0.5 cm. Starke Anschwellung nach dem Verbande, den grössten Teil des Querschnitts nimmt der mächtige Holzkörper ein, der sehr gefässreich ist und grosse Zellen aufweist. Ihn umschliesst der Cambiumring, der nach aussen zwischen sekundären Markstrahlen sekundäre kleine Siebbündel bildet mit vorgelagerten Bastfasern. Der primäre Siebteil ist zerdrückt, die primären Bastfasern sind weitlumig. In der primären Rinde treten in den Zellen zahlreiche Teilungswände auf, die mit dem starken Wachstum, der Anschwellung des Stengels nach dem Verbande, zusammenhängen. Wir werden derselben Erscheinung auch bei Helianthus begegnen und sie dort eingehender betrachten. Je weiter wir im Stengel zur Spitze kommen, desto normaler werden die Verhältnisse. Der Schnitt in + 33 cm Höhe zeigt einen normalen jungen Stengel, der dem vor dem Eingipsen entspricht; seinen anatomischen Bau zeigt Fig. 16.

Wir kommen nun zum letzten Versuch vom 20. 6. — 17. 7. 1913, der 27 Tage gedauert hat und dementsprechend auch Weiterentwicklung unter dem Verbande zeigt.

— 3.5 cm. Stengel normal ausgebildet, in — 0.5 cm besitzt er einen grösseren Umfang, seine Gewebe sind aber nicht verändert, sondern nur zellreicher als vorher.

0 cm. Die Gefässe zeigen dasselbe Verhalten wie im vorigen Versuch, die Holzbildung ist nicht in dem Masse vor sich gegangen wie bei diesem, Tüpfelgefässe haben sich als Folge davon sehr wenig gebildet und dann nur eng. Eine auffällige und kräftige Entwicklung zeigt der Bast. (Fig. 17). Der Siebteil ist nicht so

stark zerdrückt wie in früheren Versuchen. Die Bastfasern reihen sich zu einem schmalen Bande zusammen, das den Stengel fortlaufend umgibt. Die Fig. 17 zeigt auf dem Querschnitt die einzelnen Bastfasern in radialer Richtung gestreckt. Sie können so am besten dem radialen Aussendruck Widerstand leisten. Das Collenchym enthält die bekannten radialgestreckten Zellen. —

+ 0.5 cm. Starke Anschwellung des Stengels, mächtiger Holzkörper. Während in — 3.5 cm noch der primäre Siebteil funktionierte, finden wir hier sekundäre Siebteile und anschliessende Bastfasern. Der primäre Siebteil ist zerdrückt. Im Übrigen verhält sich der Stengel wie die vorhergehenden Versuche.

Fassen wir die Ergebnisse bei Cannabis sativus zusammen: Die Pflanze ist bedeutend in ihrem Wachstum beeinflusst worden. Bis zum Verband ist der Stengel normal herangewachsen, wenn auch seine Dicke bei manchen Versuchen zum Verband hin etwas zunahm, so stand doch die innere Entwicklung im normalen Verhältnis dazu. Im Verband selbst ist der Hohlraum unterdrückt. Am meisten geschädigt ist der Siebteil, er ist in den meisten Fällen fast ganz zerdrückt. Im Vasalteil bleiben die vor dem Eingipsen fertigen Gefässe erhalten, diejenigen, deren Wandverdickung noch nicht genügend verholzt war, sind sämtlich zerdrückt. Je länger der Versuch gedauert hat, desto stärker macht sich Holzbildung bemerkbar, jedoch nicht zwischen den primären Gefässen, also in den Markkronen, sondern ausserhalb der zerdrückten Gefässe. Mit der Holzbildung Hand in Hand geht die Ausbildung von Tüpfelgefässen. Die Bastbündel sind mit Ausnahme des letzten Versuchs, wo sie für den schwachen Holzkörper die Festigkeit des Stengels übernehmen, nur wenig ausgebildet. Im Collenchym, das in den einzelnen Versuchen mehr oder weniger deformiert ist, finden sich die schon bei früheren Versuchsobjekten vorhandenen radial langgestreckten Zellen. Oberhalb des Verbandes ist der Stengel massiger als unterhalb. (Fig. 1.) Den Siebröhren wird der Transport der in den oberen Stengelregionen entstandenen Stoffe nach der Stengelbasis zugeschrieben, die Siebröhren im Verband sind aber zerdrückt und wohl zum grössten Teil leitungsunfähig. Die Stoffe stauen sich deshalb oberhalb des Verbandes, da die Produktion weitergeht. Die massige Entwicklung, die sie sonst von der Basis der Pflanze aus hervorrufen, wird schon sofort hinter dem Verband beginnen. Im Verband bleiben die Gerbstoffzellen erhalten.

8. Helianthus annuus und Helianthus tuberosus.

Helianthus-Querschnitte.

Fig. 20. Junger Stengel. Vergr. 26.

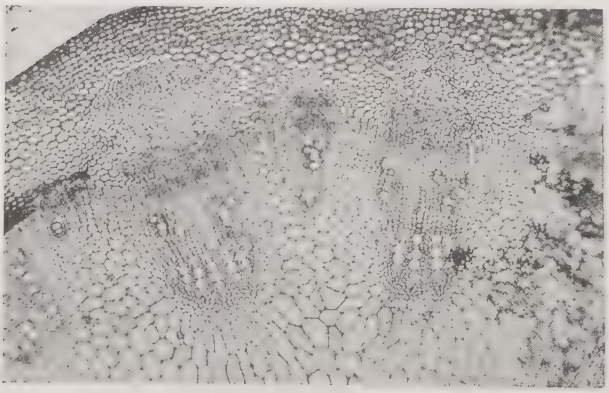


Fig. 21. Stengel in der Anschwellung. Vergr. 26.

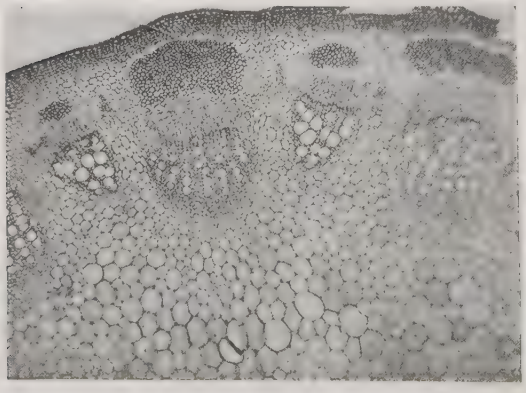


Fig. 22. Normaler alter Stengel. Vergr. 26.

Für die Versuche wurden Helianthus annuus und Helianthus tuberosus verwendet. Bei ihrer nahen Verwandtschaft und ihrem vollkommen gleichen anatomischen Bau ergaben sich dieselben Resultate für beide. Den jungen Stengel, wie er eingegipst wurde, zeigt die Fig. 20. Seine Festigung ist noch sehr schwach. Das einzige Festigungsgewebe ist das Collenchym. Eng aneinander gelagert sind zahlreiche Gefässbündel. Die primären Gefässe sind reihenförmig angeordnet (Fig. 20 u. 23). Zwischen und vor den Reihen liegen, in der Richtung der Sprossachse langgestreckte,

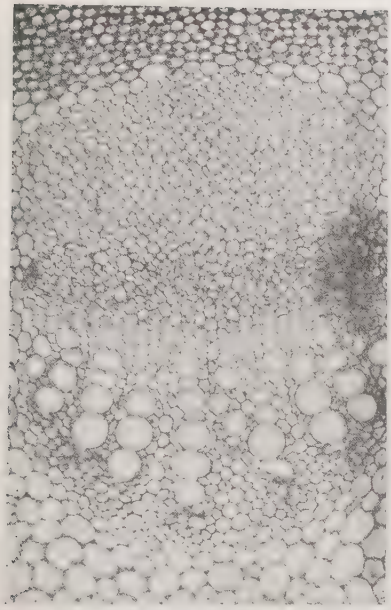


Fig. 23. Vergr. 90.
Einzelnes Gefässbündel. Normal, jung.

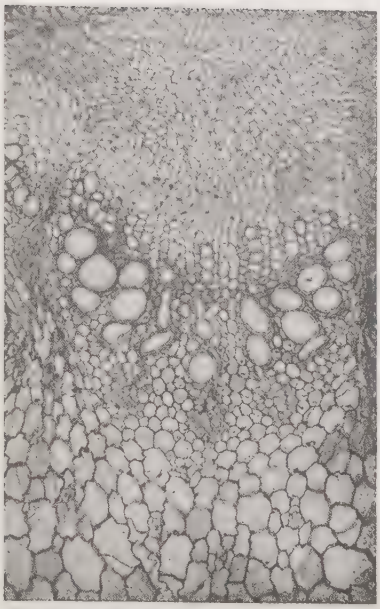


Fig. 24. Vergr. 90.
Einzelnes Gefässbündel. Im Verband.

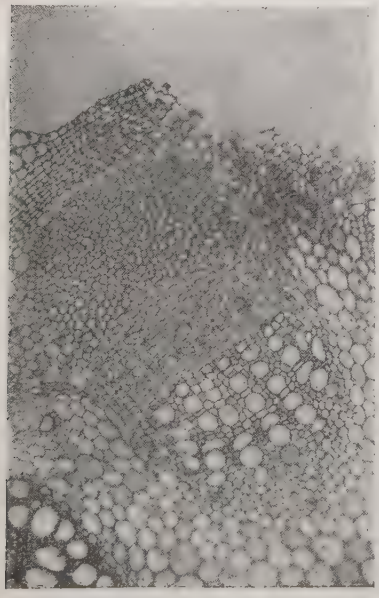


Fig. 25. Vergr. 50.
Einzelnes Gefässbündel. Normal, alt.

enge Zellen, die sich deutlich vom Mark abheben. Das Cambium sehen wir nach innen Zellen abgeben, die allmählich in Gefässe übergehen, nach aussen bildet es neue Siebröhren etc. An den Siebteil anschliessend sind allen Gefässbündeln Bastbündel nach aussen vorgelagert. Diese setzen sich aus Zellen zusammen, die in Grösse und Form sofort zu unterscheiden sind vom Grundgewebe. Sie sind dünnwandig und nicht verholzt. (Fig. 23). Die Collenchymzellen sind klein. Sie erreichen in tangentialer Richtung ihren grössten Durchmesser. Je weiter wir nach der Stengelbasis kommen, desto mehr verändert sich das Aussehen der Querschnitte. Auf

Fig. 22 u. 25 sehen wir nach den primären Gefässen Holzbildung im Vasalteil auftreten und im Holz eingeschlossene Tüpfelgefässe. In den Bastbündeln sind die Zellen stark verdickt und verholzt. (Fig. 22, 25 u. 26). Das Collenchym hat sich in seinem Aussehen nicht geändert.

Der Gipsverband hat hier nicht wie bei den andern Objekten (Ausnahme bei Cannabis) nur einen lokal beschränkten Einfluss gehabt. Vor und hinter dem Verbande tritt an dem Stengel eine starke Anschwellung auf, auch anatomisch sehen wir in diesen Teilen ein anormales Verhalten. Wir können nur darauf rechnen, dass der Stengel bis etwa —5 cm normales Wachstum zeigt wie Fig. 22, 25 und ebenso von +5 cm ab. Betrachten wir zuerst den Einfluss auf die subepidermalen Gewebe (Fig. 26). Je näher am Verbande, desto stärkeres Wachstum. In der Anschwellung sehen wir ein Bild, wie Fig. 21 u. 27 zeigen. Das Gewebe beginnt sich wucherungsartig zu vermehren, es treten in fast allen Zellen Teilungswände auf. Die Querschnittsbilder vor und nach dem Verbande gleichen sich vollkommen. Im Verband selbst sind die Collenchymzellen in radiale Streckung eingetreten (Fig. 28). Beim Verlassen des Verbandes wiederholen sich dieselben Vorgänge.

Auf Fig. 26 sehen wir die Bastfasern zu einem kompakten Bündel vereinigt. Die Ausbildung der Fasern hält nicht gleichen Schritt mit dem äusseren Wachstum. Die Bündel werden, je näher sie dem Verbande kommen, immer lockerer, und in der Anschwellung vorher zeigt sich uns ein Bild, wie auf Fig. 27. Die Bastbündel als solche sind wohl zu erkennen aber nicht alle sie zusammensetzenden Zellen haben sich zu Bastfasern ausgebildet, diese liegen vielmehr zwischen den andern Zellen verstreut. Im Verband konnten keine Bastfasern beobachtet werden, hier sehen wir das Gewebe (Fig. 28) auf seinem vor dem Eingipsen innegehabten Stadium zurückgehalten. Die Anschwellung oberhalb des Verbandes lässt dasselbe Bild erkennen wie Fig. 27. Allmählich werden die Bastbündel wieder normal.

Über die Beeinflussung des Siebteils lässt sich nicht viel sagen, er hebt sich zu wenig vom umgebenden Gewebe ab, um einen Überblick über seine Gesamtausbildung zu gewähren. Im Verband ist er in den meisten Fällen zerdrückt.

Sehr viel tiefgehender ist der Einfluss des Gipsverbandes auf die Ausbildung des Gefässteils. Vergleichen wir die einzelnen Figuren miteinander. In —5 cm (Fig. 29) hat die Bildung der pri-

Fig. 26.
Helianthus tub. —7.5 cm
Vergr. 142.

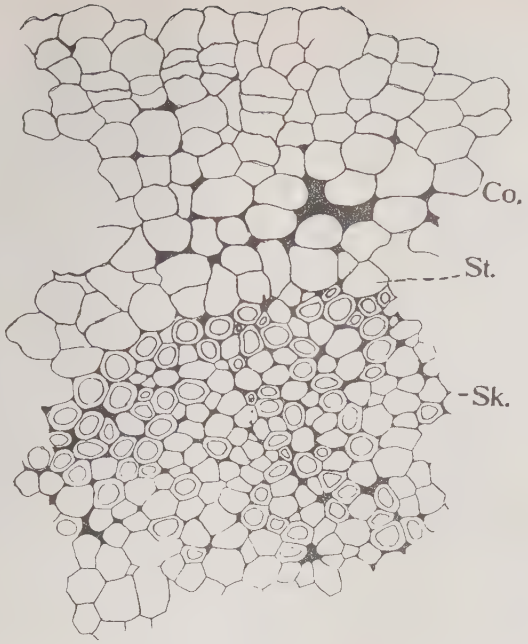


Fig. 27.
Helianthus tub. — $^1/_2$ cm
Vergr. 142.

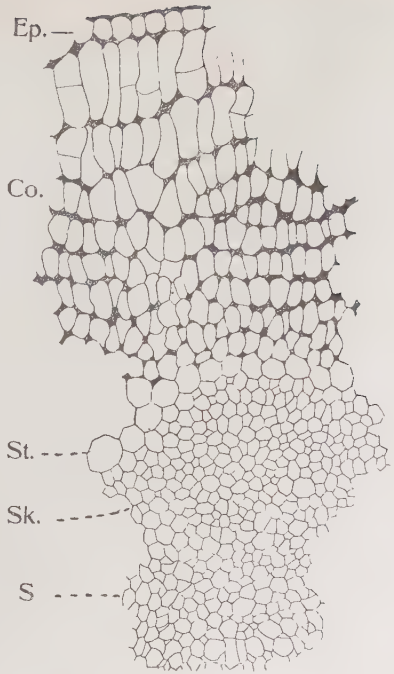


Fig. 28.
Helianthus tub. Im Verband.
Vergr. 142.

Ep. Epidermis. Co. Collenchym. St. Stärkescheide. Sk. Sklerenchym (Bastbündel). S. Siebteil.

mären Gefässe aufgehört, es treten im Vasalteil Holzparenchym und Tüpfelgefässe auf, der Holzkörper ist im einzelnen Bündel geschlossen. Wegen des starken Dickenwachstums in —0.5 cm sind die Gefässbündel langgestreckt. (Fig. 21.) Ihrer Grösse entspricht aber nicht die Anzahl ihrer Gefässe. Die Bündel sind locker. An die primären Gefässe

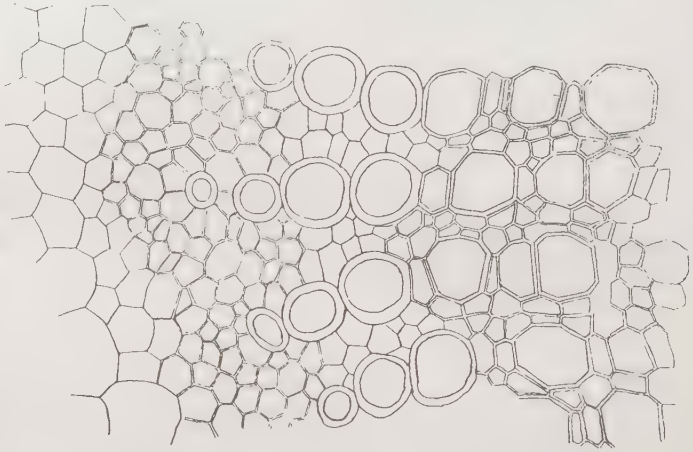


Fig. 29.
Helianthus tub. (21.6. 13.7.13) —5 cm
Vergr. 142.

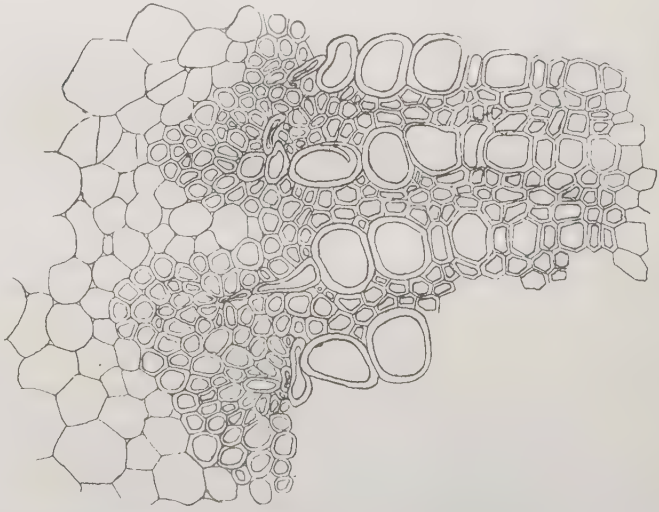


Fig. 30.
Helianthus tub. (21. 6 — 13. 7. 13.) Im Verband.
Vergr. 142.

schliesst sich nach aussen ein schwacher Holzkörper an mit wenigen Gefässen. Im übrigen Vasalteil liegen bis zum Cambium Tüpfelgefässe verstreut. Das Vasalparenchym zeigt, wenn überhaupt, nur schwache Verholzung. Im Verband (Fig. 24) entspricht die Gefässbündelgrösse etwa der normalen jungen (Fig. 20 u. 23). Die Gewebe

haben aber eine abweichende Entwicklung erfahren. Zunächst sehen wir die Regelmässigkeit der Gefässreihen aufgehoben. Die einzelnen Gefässe haben sich gegen einander verschoben und sind mehr oder minder durch den Druck deformiert. Die Ausbildung von Holz im Vasalteil ist je nach der Dauer des Versuchs verschieden. Im normalen Zustand verholzt im Bündel das Vasalparenchym zwischen den primären Gefässen in der Regel nicht. Hier im Verband sehen wir diese Zellen aber doch verholzen (Fig. 30), wenn das Holz auch selten so regelmässig aussieht wie in der Zeichnung. Das gewöhnliche Bild zeigt die Photographie (Fig. 24). Die Bildung von neuen Gefässen hat im Verband nicht aufgehört, das Cambium hat nach innen Vasalparenchym mit eingestreuten sehr engen Tüpfelgefässen abgegeben. Platz dafür ist dadurch geschaffen, dass die unverstärkt gebliebenen Bastbündel und die Siebteile zusammengedrückt sind. Auch die Faltungen in den Markzellen dürfen wir wohl, ausser auf die Konservierungsmethode wie bei Bryonia, auf Druck zurückführen. Oberhalb des Verbandes finden wir auf Querschnitten dasselbe Bild wie in —0.5 cm.

Auf allen normalen Helianthus-Querschnitten, ganz gleich ob jung ob alt, liegen die primären Gefässe in einem dünnwandigen und regelmässigen Vasalparenchym eingebettet, das auf Längsschitten langgestreckt erscheint. Vom übrigen Markgewebe hebt es sich scharf ab (Fig. 25 und 29). Schon in der Anschwellung unterhalb des Verbandes sehen wir diese Zellen sich um die Enden der Gefässreihen gruppieren, in einzelnen Fällen sind auch die Membranen verdickt. Je weiter wir in den Verband hineinkommen, desto mehr weicht das Aussehen dieser Zellen vom normalen ab. Ihre Membranen werden nicht nur verdickt, sondern treten sogar in Verholzung ein, die im einzelnen Falle mehr oder weniger fortschreiten kann. In diesem Falle hat sich also ein Festigungsgewebe gebildet, das unter normalen Verhältnissen nicht auftritt. Es hat eine Verlagerung der Festigungselemente von aussen nach innen stattgefunden. Die Gewebe treten gleichsam als Ersatz für die unterbliebene Kräftigung der Bastbündel auf. Das Markgewebe ist im Verband kleinzelliger geblieben, eine direkte Veränderung hat es durch den Verband in diesem und in den Anschwellungen erfahren. Dort erscheint es unter dem Druck gefaltet, hier erleiden die den Markkronen zunächst liegenden Zellen einen Zug nach aussen, sodass sie strahlenförmig von den Gefässbündeln nach innen gehen (Fig. 21).

9. Solanum dulcamara.

Der Stengel von Solanum dulcamara ist auch im ausgewachsenen Zustande nur dünn, es zeigten sich aber trotzdem nach beendetem Versuch bedeutende Unterschiede in der Dicke. Die Versuche wurden verschieden lange angestellt, dabei ergab sich ein verschiedenes Verhalten in der Entwicklung unter dem Verbande.

Wenn auch äusserlich eine kräftige Einschränkung des Wachstums konstatiert werden konnte, so war doch innerlich der Einfluss des Verbandes längst nicht so tiefgehend wie bei Physalis. In der eingegipsten Stelle ist nicht einmal der normal vorhandene Hohlraum vollkommen unterdrückt, ein Umstand, der darauf schliessen lässt, dass die Gewebe wenig unter dem Druck zu leiden hatten. Wir finden dementsprechend unter dem Verbande keine bemerkenswerten Veränderungen gegenüber dem normalen Stengel. Der Holzkörper ist ausgebildet, wenn er auch wie alle übrigen Gewebe kleinzelliger und zellärmer ist.

Unterschiede sind aber vorhanden in der Gestaltung des Phellogens und der subepidermalen Schichten. Das Phellogen tritt unter dem Verband nicht auf. Die darunter liegenden Schichten setzen sich normaler Weise aus ellipsoïden, dickwandigen Zellen zusammen, die weite Interzellularen zwischen sich lassen. Durch den Druck sind diese Zellen lückenlos aneinander gepresst und haben unregelmässige Gestalt mit collenchymatischen Verdickungen angenommen.

Die Ausbildung von Bastfasern unter dem Verband hängt von der Dauer des Versuchs ab. Bei achttägiger Dauer sind im Verbande keine Bastfasern vorhanden. Nach 18 Tagen treten sie vor den inneren Siebbündeln auf, und nach 27 Tagen sind auch äussere Bastfasern zu beobachten. Aus dem Vergleich mit normalen jungen Stengeln, die zum Teil einen grösseren Umfang haben, geht deutlich hervor, dass eine nachträgliche Weiterbildung unter dem Verbande stattgefunden hat. Zu beachten ist die Tatsache, dass die inneren Bastfasern weniger beeinflusst sind als die äusseren, der Druck wird vom Holzring aufgehoben.

10. Datura Stramonium.

Wie bei der nahen Verwandtschaft nicht anders zu erwarten war, finden wir bei Datura Stramonium ähnliche Verhältnisse vor wie bei Solanum dulcamara. Zum Verständnis der Resultate ist es notwendig, sich die morphologische Entwicklung des Solanumstengels klar zu machen. Im jungen Stengel wird zwischen den Gefäss-

bündeln interfasciculares Cambium gebildet, dieses sondert nach innen und aussen Zellen ab, die sehr schnell ihre normale Grösse erreichen. Der Stengel der Solanaceen wächst fast bis zu seiner endgültigen Dicke auf diese Weise heran. Die Gewebe sind bis dahin ohne sekundäre Differenzierung geblieben im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Objekten, bei denen neben dem Dickenwachstum gleichzeitig eine weitere Ausbildung der älteren Gewebe stattfindet. Die Gefässbündel enthalten beim Ausgangspunkt unserer Betrachtung nur Ring- und Spiralgefässe, keine Tüpfelgefässe und nicht verholztes Vasalparenchym, Bastfasern fehlen selbstverständlich. Verholzung tritt erst ein, wenn die Zellen fast alle ihre endgültige Grösse erreicht haben, dann setzt sie gleichmässig bei allen verholzenden Zellen ein.

Nach beendetem Versuch befand sich der Stengel in J_{-I} und J_{+I} im Stadium normaler endgültiger Ausbildung mit Tüpfelgefässen; aber auch in Jo, wo sich der Stengel vor dem Eingipsen auf dem Ausgangsstadium befand, sehen wir in ihm trotz der beträchtlichen Einschnürungen den Holzring und Bastfasern auftreten. Der Holzring ist schmaler und die äusseren Bastfasern englumiger als im normalen Stengel. An Gefässen sind auch Tüpfelgefässe gebildet. Die collenchymatisch verdickten Zellen unter der Epidermis sind wenig verändert. Der Verband hat demnach keinen den anatomischen Bau des Stengels ändernden Einfluss gehabt. Datura ist zu spät eingegipst; die Gewebe bedurften nur noch der sekundären Ausbildung, die der Verband nicht hat aufhalten können.

Bei den Solanaceen finden wir nicht dieselbe Übereinstimmung der Resultate wie bei den Cucurbitaceen. Physalis weicht aber auch in seinem anatomischen Bau von dem bei Solanum dulcamara und Datura Stramonium ab. Sein Holzkörper ist bedeutend schwächer entwickelt als bei diesen beiden. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn es sich in seinem Verhalten mehr den Cucurbitaceen anschliesst als den hier behandelten Verwandten. Bei ihm wird alles Festigungsgewebe unterdrückt. Bei Solanum dulcamara und Datura Stramonium dagegen finden wir den Holzkörper und die Bastfasern fertig unter dem Verband vor. Die Hemmung ist bei ihnen durch den Verband nicht beträchtlich.

Teil IV.

Übersicht über die Ergebnisse nach Gewebesystemen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen werden wir auf die Frage nach den äusseren Erscheinungen bei der Hemmung durch den Gipsverband antworten müssen, dass durch den Verband eine beträchtliche Störung im Wachstum eintritt. Die einzelnen Versuchsobjekte überwinden aber nach einiger Zeit mehr oder minder leicht und schnell die Hemmung. Bei der Mehrzahl setzt oberhalb des Verbandes wieder kräftiges Wachstum ein. In der Regel sehen wir den Stengel bis zum Verband in normaler Stärke und Länge heranwachsen. Im Verband kann der Stengel nicht in die Dicke wachsen, sobald er aber den Verband verlassen hat, wächst er bis zu normaler Stärke und Länge heran, in manchen Fällen sogar darüber hinaus (vergl. Vitis, Cannabis und Helianthus). Was schon Hallbauer bei seinen Versuchen an Keimlingen und Blattstielen nachwies, bestätigte sich auch hier. Durch das Eingipsen wurde erreicht, dass der Stengel an der betreffenden Stelle sein Längenwachstum vollkommen einstellte, das sich auch nicht durch nachträgliches Lösen des Verbandes wieder anregen liess. Darüber liegen Messungen vor. Die eingegipste Stengelstrecke, deren Durchmesser ungefähr die Hälfte von dem des Stengels oberhalb und unterhalb von ihr betrug, wuchs wohl, nachdem sie vom Gipsverband befreit war, zu normaler Stärke heran und zwar in ganz kurzer Zeit, aber in keinem Fall trat Längenwachstum ein (vergl. Tabelle 12). Oberhalb des Verbandes erreichte der Stengel noch eine beträchtliche Höhe, ein Zeichen dafür, dass durch die eingegipste Stengelstrecke genug Nahrung zugeführt werden konnte. Bei Cannabis erreichte der Stengel hinter dem Verbande in einem Falle 50 cm Höhe, bevor er zu welken begann.

In der eingegipsten Strecke ist das Wachstum wohl gehemmt, aber für die Entwicklung des Sprosses oberhalb des Verbandes hat dieser bis zu einem gewissen Grade, wo die Wasserzufuhr doch nicht mehr der gesteigerten Transpiration entspricht, nur eine verzögernde Wirkung ausgeübt. Wie hat sich nun bei dem Weiterwachsen die Ausbildung und Differenzierung der Stengelgewebe vollzogen?

In den Fällen, in denen normal im Stengel ein Hohlraum entsteht, wird dieser unter dem Verbande unterdrückt, oder wo schon vorhanden, rückgebildet. Wir nehmen nicht mit Newcombe an, dass dadurch das Markgewebe Leitungszwecken nutzbar gemacht wird.

Dem Gipsverband zunächst liegt im Stengel das Rindengewebe. Unter dem Verbande findet eine Umbildung derart statt, dass entweder im ganzen Collenchym und der darunter liegenden Stärkescheide die Zellen in radiale Längsstreckung eintreten, oder dass diese sich nur auf äussere Zellagen beschränkt. Sind normal zwischen den Zellen Interzellularen vorhanden, so werden sie durch den Verband unterdrückt oder garnicht erst gebildet. Die Anlage des Korkcambiums unterbleibt (Solanum). Bei Cannabis und Helianthus tritt das Gewebe in der Anschwellung in wucherndes Wachstum ein, an den Übergängen ist es oft verletzt und verkorkt. Die Gewebespannungen zwischen dem eingegipsten Gewebe und dem dicht daneben liegenden, das frei wachsen kann, sind so gross, dass die Übergangsstellen zerreissen. Pflanzen, die in und unter der Epidermis im Bast Gerbstoff führen, behalten diesen unter dem Verband.

Stark beeinflusst ist durch die Hemmung das Festigungsgewebe in seiner Ausbildung. Betrachten wir zuerst das Sklerenchym und das Bastgewebe. Bei den Cucurbitaceen, Humulus, Vitis, Helianthus und Cannabis ist es auf ganz unentwickeltem Stadium stehen geblieben. Der Gipsverband hat auch veranlasst, dass es eine Strecke vor und hinter der Einschnürung schwächer ausgebildet ist. Die Solanaceen, die normal innere und äussere Bastfasern besitzen, zeigen bei ihren 3 Arten verschiedenes Verhalten im Verband. Physalis zeigt in ihm keine Bastfasern. Solanum dulcamara entwickelt sie nach längerer Versuchsdauer, zuerst die inneren. Datura bildet Bastfasern im Verband aus. Cannabis verhält sich im Verband in dieser Beziehung wie die Cucurbitaceen, Bastfasern sind bis auf einen Fall unentwickelt. Sofort oberhalb des Verbandes treten sie aber auf und zwar in kräftiger Ausbildung. Helianthus besitzt kompakte Bastbündel, diese werden im Verbande nicht ausgebildet. Der Übergang ist aber nicht so, dass die Bündel als Ganze allmählich schwächer werden; sie werden lockerer, und nur einzelne Zellen laufen als fertige Bastfasern zu den Übergangsstellen. Bei Vitis, Humulus und Physalis fehlt der Holzkörper unter dem Verbande, bei Cannabis und Helianthus sehen wir ein schwaches unregelmässiges Holzparenchym entwickelt. Solanum und Datura haben auch unter dem Verbande Holz gebildet.

In dem sich nach innen an den Bastteil anschliessenden Siebteil ist in der Mehrzahl der Fälle keine Weiterentwicklung vor sich gegangen. Bei Cannabis und Helianthus finden wir ihn in den

meisten Versuchen sogar fast ganz zerdrückt. Führt der Bastteil und Siebteil in der Jugend Gerbstoffzellen, dann bleiben diese unter dem Verbande auch erhalten. Vergl. besonders Vitis.

Unter dem Verbande sind im Gefässteil bei Cucurbita, Cucumis, Vitis und einigen Versuchen von Bryonia keine Veränderungen vor sich gegangen. Die angelegt gewesenen Gefässe haben sich normal weiterentwickelt. Bei Bryonia und Humulus finden wir unter dem Verbande Tüpfelgefässe gebildet, die vor dem Eingipsen nicht vorhanden sind, sie setzen sich aus normalen kurzen Zellen zusammen, sind eng und besitzen kräftige Wandverstärkungen. Physalis zeigt keine Weiterentwicklung, während Solanum und Datura ihren Vasalteil unter dem Verbande normal ausbauen. Cannabis und Helianthus bilden zwischen den jüngsten Gefässen Holz und lagern neue und zwar enge Tüpfelgefässe ein. Daneben finden wir bei Helianthus noch die eigentümliche Neubildung innerhalb der Gefässreihen in Gestalt von verholztem Festigungsgewebe. Oberhalb und unterhalb des Verbandes sind die Gefässbündel allgemein normal ausgebildet, sie enthalten mehr und grössere Gefässe als im Verband. Die grossen Gefässe, meist Tüpfeltracheen, werden zum Verband hin enger und hören zum Teil schliesslich ganz auf. Oberhalb entstehen sie wieder und erlangen normale Weite.

Teil C.

Zusammenfassung.

Fassen wir unsere anatomischen Resultate zusammen, so finden wir zwar keine schematische Übereinstimmung bei den einzelnen Objekten, doch lassen sich die vorhandenen Abweichungen durch die verschiedenen Lebensbedingungen und den verschiedenen anatomischen Bau erklären. Greifen wir dabei auf unsere Betrachtung der Gewebespannung auf p. 9 zurück. Wir hatten einmal einen ausgesprochen biegungsfesten Spross (bei Cucurbitaceen, Vitis und Humulus), dann bei Cannabis und Helianthus einen Stengel, der in der Jugend biegungsfest ist und später säulenfest wird. Solanum und Datura besitzen in der Hauptsache säulenfestes Gewebe.

In dem Entwicklungsstadium, in dem der Gipsverband angelegt wurde, ist der radiale Druck (nach aussen) und tangentiale Zug in den Geweben, im Bestreben des Stengels, in die Dicke zu wachsen, sehr gross. Durch den Gipsverband wird diesem nach aussen wirkenden Druck ein gleichwertiger entgegengesetzt. Damit

tritt nun eine Änderung in der Gewebespannung ein, die auf dem Querschnitt am kräftigsten wachsenden peripheren Gewebe geben dieses Bestreben nicht auf. Die Wachstumsrichtung wird durch den Verband vielmehr umgekehrt, die Gewebe wachsen in der Richtung des geringsten Widerstandes, also nach innen. Die Markzellen, die wir vorher haben gedehnt werden sehen, stehen jetzt unter einem von aussen wirkenden Druck, der sogar das Gewebe zusammenpressen kann. (Bryonia.) Als Wirkung des nach innen gerichteten Wachstums müssen wir auch die radiale Längsstreckung im Collenchym erklären und zwar als Folge von Zugkräften, die bekanntlich diese Zellen leicht dauernd dehnen (verlängern), besonders da sie, trotzdem sie Festigungsgewebe bilden, noch aktiv am Wachstum teilnehmen. Raum ist geschaffen im Mark, das durch den Druck eine Volumenverminderung erfahren hat.

Die Spannungsverhältnisse sind also im Stengel ganz andere als diejenigen, die das Auftreten der mechanischen Gewebe bedingen, ausserdem bedarf der Stengel im Gipsverband keiner Biegungsfestigkeit, darauf ist wohl das Fehlen des peripheren Festigungsringes zurückzuführen. Bei Cannabis und Helianthus haben wir hinsichtlich der Biegungsfestigkeit dieselben Verhältnisse. Damit stimmen auch die anatomischen Befunde überein. Während im Verbande Gewebeentspannung eintritt, bildet der Stengel ausserhalb säulenfestes Gewebe. Der Verband ersetzt die Säulenfestigkeit aber nur bis zu einem gewissen Grade, macht aber die Bildung des diese bedingenden Gewebes nicht unmöglich, er erschwert sie nur insofern, als er die Vermehrung und Vergrösserung der Zellen fast aufhebt. Bei Helianthus sehen wir sogar eine Verlagerung mechanischer Elemente nach innen. Solanum und Datura sind in der Hauptsache säulenfest, durch den Verband wird nur die in den peripheren Teilen bestehende Spannung aufgehoben, die zentralen Gewebe werden dabei wenig beeinflusst, ihre normale Verholzung kann sehr wohl vor sich gehen.

Die geringere quantitative Ausbildung der Gefässbündel sowie der andern Gewebe im Verband ist dadurch bedingt, dass die Vermehrung und Vergrösserung der Zellen fast aufgehoben ist und nur da eintritt, wo entweder ein Hohlraum ausgefüllt werden kann, oder anderes Gewebe zerdrückt wird wie bei Bryonia das Mark, bei Helianthus und Cannabis der Siebteil und z. T. das Mark.

Literaturverzeichnis.

Zur vorliegenden Arbeit habe ich mehrere Werke benutzt, die im Text nicht angeführt sind, weil sie nur mittelbare Bedeutung besitzen. Die wichtigsten davon sind in das folgende Verzeichnis aufgenommen.

Ball: Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Diss. Leipzig 1904. Pringsheims Jahrbücher f. w. Botanik. Bd. 39, S. 305.

Bücher: Anatomische Änderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Diss. Leipzig 1906. Pringsheims Jahrbücher f. w. Botanik. Bd. 43, S. 271.

Fischer: Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin 1884.

Goebel: 1. Einleitung in die exp. Morphologie der Pflanzen. Berlin und Leipzig 1908.
2. Organographie I. 2. Aufl. Jena 1913.

Hallbauer: Über den Einfluss allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen. Diss. Leipzig 1909.

Hering: Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung. Pringsheims Jahrbücher f. w. Botanik Bd. 29, S. 132.

Hottes: Über den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von Vicia Faba. Diss.

Kny: Einfluss von Druck und Zug auf die Richtung der Scheidewände. Pringsheims Jahrbücher f. w. Botanik 1902. Bd. 37, S. 55.

Lange: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der verholzten Gefässe und Tracheïden. Flora. Bd. 74, S. 393.

Nathansohn: Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Pringsheims Jahrbücher f. w. Botanik. Bd. 32, S. 671.

Newcombe: On the cause and conditions of Lysigenous cavity formation Annals of Botany, Bd. 8, 1894, S. 403.

Pfeffer: Über Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. K. Sächs. Gesellschaft der Wiss. 1893, Bd. XX, Abschnitt IX., S. 382 ff.

Rothert: Über den Bau der Membran der pflanzlichen Gefässe 1899.

Russow: Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe aus vergl. morphol. und physiol. Standpunkte. Festschrift. Dorpat 1875.

Scherer: Studien über Gefässbündeltypen und Gefässformen. Beihefte zum bot. Zentralblatt. Bd. 16, 1904.

Schwendener: 1. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
2. Mechanische Probleme. Leipzig 1909.
3. Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Berlin 1882.

Tschirsch: Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringheims Jahrbücher f. w. Botanik. Bd. 16, S. 303.

Vöchting: Experimentelle Anatomie und Pathologie. Tübingen 1908.

Westermaier: Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems. Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1881.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden vom S. S. 1912 bis W. S. 1913/14 im Botanischen Institut der Universität Halle-Wittenberg ausgeführt.

Es ist mir aufrichtiges Bedürfnis, dem Leiter desselben, Herrn Professor Dr. G. Karsten für die Anregung zu dieser Arbeit und die jederzeit wohlwollend gewährte Unterstützung bei Anfertigung derselben auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. E. Pringsheim zu Dank verpflichtet.

Halle a. S., 4. Mai 1914.

Lebenslauf.

Ich, Karl Gottfried Wilhelm Grabert, ev. Konf., wurde am 11. Mai 1891 zu Niederschöneweide bei Berlin als Sohn des Webermeisters Wilhelm Grabert geboren. Vom sechsten bis zum zehnten Lebensjahr besuchte ich die Bürgerschule in Kloster Zinna. Darauf kam ich nach Jüterbog auf die Realschule, die ich 1907 mit dem Zeugnis der Reife für Obersekunda verliess. 1910 erwarb ich in Dessau auf der Oberrealschule mein Abiturientenzeugnis. Danach widmete ich mich in Leipzig drei Semester dem Studium der Mathematik und der Naturwissenschaften. Von dort wandte ich mich nach der Universität Halle zur Fortsetzung dieser Studien und bin zur Zeit hier noch immatrikuliert.

Während meiner Studienzeit hörte ich Vorlesungen bei folgenden Herren:

Boeke, Böttger, Bruel, Chun, Credner, Dorn, Fries, Haecker, Hantzsch, Herglotz, Japha, Karsten, Krueger, Le Blanc, Liebmann, Menzer, Miehe, Pfeffer, Pringsheim, Rinne, Ruhland, Taschenberg, Vorländer, Walther.